Biologisches Centralblatt.

1914.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Vierunddreissigster Band.

1914.

Mit 142 Abbildungen und 2 Tafeln.

Leipzig 1914.
Verlag von Georg Thieme.

9496(4)
18

5117

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

vierunddreissigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Abderhalden, Emil. Lehrbuch der Physiologischen Chemie. *R* . . . 346

Armbruster, Ludwig. Probleme des Hummelstaates. *O* 685

Baunacke, W. Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken *O* 371. 497

Bechterew, W. v. Objektive Psychologie oder Psychoreflexologie. Die Lehre von den Assoziationsreflexen. *R* 282

Bekanntmachung 476

Berichtigung 284

Berliner, Ernst und Busch, Kurt. Über die Züchtung der Rübennematoden (*Heterodera schachti*) Schmidt auf Agar. *O* 349

Biologische Versuchsanstalt der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien 348

Bönner, W., S. J. *Formica picea* eine Moorameise. Mit Schlussbemerkung von E. Wasmann, S. J. *O* 59

Börner, Carl. Über reblausanfällige und -immune Reben. *O* 1

Brehm's Tierleben. *R* 157

Brehm's Tierbilder. *R* 157

Brunelli, G. e Atella, E. Ricerche sugli adattamenti alla vita planctonica *(I Gobidi planctonici)*. *O* 458

Buttel-Reepen, H. v. Dysteleologen in der Natur. (Zur Psychobiologie der Hummeln II.) *O* 13

Chodat, R. Monographie d'algues en culture pure. *R* 618

Czapek, Friedrich. Biochemie der Pflanzen. *R* 80

Dickel, Otto. Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. *O* 719. 749

Dietze, Karl. Biologie der Eupithecien. *R* 273

Seite

Erdmann, Rh. und Woodruff, Lorande Loss. Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramaecien. *O* 484

Escherich, K. Die Forstinsekten Mitteleuropas. *R* 554

Fischer, E. Über die Ursachen und Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit der Raupen. *O* 308. 357

Fischer, Julius. Das Problem der Brütung. *R* 160

Fruhwirth, C. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. *R* . 555

Fuchs, H. M. The Effect of Abundant Food on the Growth of Young *Ciona intestinalis*. *O* 429

Glock, Heinrich. Rasseverwandtschaft und Eiweißdifferenzierung. *O* . . 385

Gohlke, Kurt. Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche. *R* . . . 218

Grafe, V. Ernährungsphysiologisches Praktikum höherer Pflanzen. *R* . . 553

Gruber, Karl. Tierunterricht. *O* 415

Haempel, O. und Kolmer, W. Ein Beitrag zur Helligkeits- und Farbenanpassung bei Fischen. *O* 450

Heikertinger, Franz. Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken" im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen. *O* 81

Hertwig, Richard. Über Depressionszustände der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. *O* 558

Herwerden, M. A. van. Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen. *O* 213

Hinneberg, Paul. Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwickelung und ihre Ziele. *R* 745

Hirschler, Jan Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen. (Experimentelle Untersuchungen an Insekten-[*Dixippus*-]Larven.) *O* 707

Karawaiew, W. Eine neue Weberameise, *Polyrhachis armata* le Guillou. *O* 440

Kassianow, Nicolai. Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie). *O* 8. 108. 170. 221

Kolkwitz, R. Pflanzenphysiologie, Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen, einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. *R* 551

Krízenecký, Jar. Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose. *O* 46

Kurse für die Meeresforschung an der Zoologischen Station Rovigno (Adria) 347

Lakon, Georg. Über einige Abweichungen im herbstlichen Laubfall und ihre Natur. Ein Beitrag zur Frage der jährlichen Periodizität. *O* . . 161

Lehmann, Ernst. Art, reine Linie, isogene Einheit. *O* 285

Lindau, G. Kryptogamenflora für Anfänger. *R* 552

Lotsy, P. Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie und isogene Einheit. *O* 614

Marilaun, Kerner v. Pflanzenleben. *R* 156. 800

Seite

Martin, C. H., M. A. A note on the Occurence of Nematocysts and Similar Structures in the Various Groups of the Animal Kingdom. *O* . . . 248

Mast, S. O. L. J. Henderson on "The Fitness of the Environment". *O* 434

— Orientation in *Euglena* with some Remarks on Tropisms. *O*. . . . 641

Munk, Max. Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelbildung. *O* 621

Naumann, Einar. Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. I. Vorläufige Übersicht einiger Arbeiten an der Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden in den Jahren 1911—1913. *O*. 581

Neger, Fr. W. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Biochemie). *R*. 217

Oppel, Albert. Leitfaden für das embryologische Praktikum und Grundrisss der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. *R* . 556

Poincaré, Henri. Letzte Gedanken. *R* 800

Pringsheim, Ernst G. Die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenstengel. *O* 477

Prochnow, Oskar. Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperatur-Aberrationen der Schmetterlinge. *O* 302

Register 803

Reuter, O. M. Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. *O* 159

Röder, Ferdinand. Zur Regelung der Lebensvorgänge. *O* 294

Rosenthal, Werner. Tierische Immunität. *R* 426

Roux, Wilhelm. Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwickelungsgeschehens. *R* 344

Schmeil's Naturwissenschaftliche Atlanten. *R* 159

Schmidt, B. und Thesing, C. Biologen-Kalender. *R* 802

Schröder, Bruno. Über Planktonepibionten. *O*. 328

Schröder, Christoph. Die rechnenden Pferde. Eine Kritik insbesondere der K. C. Schneider'schen Auffassung. *O*. 594

Schultz, Eugen und Singol, Anna. Einige Beobachtungen und Experimente über Anabiose. *O*. 546

Šećerov, S. Licht, Farbe und die Pigmente. *R*. 158

— Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. *O* 339

Seitz, Ludwig. Innere Sekretion und Schwangerschaft. *R* 467

Stellwaag, T. Sperrtriebe am Käferthorax. *O* 444

Sternfeld, Richard. Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas. *R* . 160

Strasburger, E. Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre, und Benecke, W., Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Pflanzen. *R* 276

Swart, N. Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. *R* 551

Thilo, Otto. Das Schnellen der Springkäfer (Elateriden). *O* 150

— Die Vorfahren der Kugelfische. *O*. 523

Seite
Tumann, O. Pflanzenmikrochemie. *R* 218
Wasielewski, v., Wülker und Schuckmann, v. Pathogene tierische Parasiten. *R* 284
Wasmann, E., S. J. Bemerkungen zu W. Bönner's Studie über *Formica fusca picea* Nyl. *O* 76
Will, Ludwig. Der Einfluss des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus. *O* 149
Willstätter, Richard und Stoll, Arthur. Untersuchungen über das Chlorophyll (Methode und Ergebnisse). *R* 277

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Januar 1914. № 1.

Inhalt: **Börner**, Über reblaus-anfällige und -immune Reben. — **Kassianow**, Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie). — **Križenecký**, Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose. — **Bönner**, *Formica fusca picea* eine Moorameise. — Czapek, Biochemie der Pflanzen.

Über réblaus-anfällige und -immune Reben.

Biologische Eigenheiten der Lothringer Reblaus.

Von Dr. Carl Börner.
(Aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft.)

Noch vor wenigen Jahren galten alle echten Reben, d. h. die zur engeren Untergattung *Vitis* gehörigen Rebenarten und deren Bastarde, als reblausanfällig, und man ordnete sie nach dem Grade ihrer Anfälligkeit in eine von den reblausschwachen zu den reblausresistenten Reben führende Reihe. Als resistent gelten solche Reben, die im allgemeinen nur vorübergehend von der Reblaus besiedelt werden oder die vermöge eines sehr kräftigen Wachstums den Reblausbefall jahrzehntelang ohne erhebliche Schwächung zu ertragen imstande sind. Mit den Ursachen der Widerstandsfähigkeit solcher Reben haben sich bereits zahlreiche Forscher[1]) beschäftigt, jedoch ohne eine umfassende Lösung dieses Problems erreicht zu haben.

1) Man vergleiche u. a. die Arbeiten von L. Petri, in Rendiconti della R. Academia dei Lincei, 1910, Bd. 19, S. 27 ff. und S. 505 ff. — Rosario Averna Sacca, Ref. in Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, 1910, S. 291. — G. Couderc, Congrès viticole de Montpellier. Progrès agric. et vitic. 1911 nn. 40 u. 41. — Grassi, Foà, Grandori, Bonfigli, Topi, Contributo alla conoscenza delle Fillosserine etc. Roma, 1912.

Nur soviel galt bereits als feststehend, dass diese Eigenschaft nicht an bestimmte strukturelle Eigenschaften der Rebenwurzeln gebunden ist. Ein höherer Gehalt an Säuren soll nach einigen Autoren die Resistenz vieler Reben bewirken, während andere zu deren Erklärung geltend machen, dass an den Wurzeln der resistenten Reben ein weit größerer Prozentsatz von Reblausnymphen zur Entwickelung kommt als an reblausschwachen Reben, wodurch jene alljährlich mehr oder weniger von Wurzelreblläusen befreit würden. Als dauernd immun gegen die Reblaus hatten sich von Vitis-Arten nur jene der Untergattung *Muscadinia* erwiesen. Gelegentlich beobachtete Unterschiede in der Anfälligkeit gleichnamiger Rebsorten in verschiedenen Weinbaugebieten brachte man allgemein mit klimatischen Faktoren in Zusammenhang. —

Mit dem Gelingen der Aufzucht der Reblaus-Sexuales und einiger von ihnen abgelegter Wintereier auf dem Villers l'Ormer Reblausversuchsfelde der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land und Forstwirtschaft (Umgebung von Metz) und der damit ermöglichten Beobachtung von heimischen Gallenreblläusen sind nunmehr die angeschnittenen Fragen in ein neues Stadium gerückt.

Es sei hier zunächst die seit 1907 wiederholt gemachte Beobachtung erwähnt, dass die Reblausfliegen des Villers l'Ormer Seuchengebietes bei meinen Zuchtversuchen auf einigen in Südeuropa stets von ihnen aufgesuchten Amerikanerreben und -hybriden ihre Sexualiseier nicht oder nur vereinzelt abgelegt haben, während sie dies auf Europäerreben regelmäßiger und anscheinend auch bereitwilliger taten.

Meine Vermutung[2]), dass hierin vielleicht eine biologische Rasseneigentümlichkeit unserer Lothringer Reblaus zu erblicken sei, wurde bestärkt durch das biologische Verhalten der Metzer Gallenreblläuse, die von einer im Frühjahr 1910 auf einer Europäerrebe großgezogenen Fundatrix abstammen und seitdem bis zur 35. Generation durch zweckmäßige Überwinterung auf vorgetriebenen Reben fortgezüchtet worden sind[3]). Die Gallenreblläuse haben sich seither auf mehreren Rebensorten, die in Südeuropa als Gallenträger bekannt sind, trotz wiederholter Infektionsversuche nicht ansiedeln lassen, dagegen auf Vitis Vinifera, Silvestris, Labrusca und anderen Reben eine unerwartete Fruchtbarkeit entwickelt.

Mit dem Nachweis eines Unterschiedes im Befall der gleichen Rebensorte durch die südfranzösische und die lothringische Reblaus war die Ursache dieser Erscheinung nicht erklärt, so lange jene

2) Börner, Über Chermesiden V. Zool. Anz., Bd. 34, Nr. 1, 1909.

3) Börner, Die Deutsche Reblaus, eine durch Anpassung an die Europäerrebe entstandene Varietät Metz 1910.

nur in Südfrankreich, diese nur in Lothringen untersucht worden war. Es war mit der Möglichkeit zu rechnen, dass Klima und Ernährungsverhältnisse diesen Unterschied bedingen. Deshalb mussten unter gleichen klimatischen und Ernährungsbedingungen die gleichen Rebensorten mit Läusen aus Südfrankreich und Lothringen infiziert werden. Dies ließ sich aber mit Rücksicht auf die bestehenden Gesetze vorläufig nur dadurch erreichen, dass die Versuche mit der südfranzösischen Laus in einem französischen Grenzorte, jene anderen mit der lothringischen Laus bei Metz zur Ausführung gelangten.

In dankenswertester Weise übernahm im vergangenen Sommer Herr Brichon (Pagny s. Moselle) im Einvernehmen mit Herrn Professor Autelin (Nancy) die Ausführung des Infektionsversuches mit der südfranzösischen Reblaus in Pagny, während ich zur gleichen Zeit und in der gleichen Weise die Parallelinfektionen mit der heimischen Reblaus in Villers l'Orme bei Metz vornahm. Die Versuchsreben waren von der elsaß-lothringischen Weinbauanlage zu Laquenexy geliefert und mit höherer Genehmigung zur Hälfte nach Pagny gebracht worden. In Pagny selbst war Vorsorge getroffen gegen eine Verschleppung der aus Montpellier (durch liebenswürdige Vermittlung von Herrn Professor Ravaz) bezogenen Rebläuse, die übrigens nach Beendigung des Versuchs im November samt den Versuchsreben vernichtet worden sind.

Durch die Versuchsanordnung waren klimatische und Ernährungsfaktoren weitgehend ausgeschaltet, so dass Unterschiede in der Anfälligkeit der Versuchsreben gleicher Sorte nur noch als Ausdruck einer biologischen Verschiedenheit der zur Infektion verwendeten Rebläuse aufzufassen sind.

Das Ergebnis des Pagny-Villers l'Ormer Versuches ist in nachfolgender Übersicht mitgeteilt.

Der Versuch beweist einwandfrei, dass das biologische Verhalten der Lothringer Reblaus der Mehrzahl der geprüften Reben gegenüber nicht das gleiche ist, wie dasjenige der südfranzösischen Reblaus. Den von mir schon 1910 für die lothringische Reblaus aufgestellten Rassenamen Pervastatrix bringe ich daher im folgenden in Anwendung, möchte indessen ausdrücklich hinzufügen, dass die Frage der Herkunft dieser Pervastatrix-Rasse damit nicht zugleich entschieden ist. Bewiesen ist vorläufig nur, dass es zwei Reblausrassen gibt, deren biologische Unterschiede experimentell zutage treten. Ob beide Rassen unter gleichen klimatischen Bedingungen im Sinne natürlicher Varietäten konstant bleiben, ob die Pervastatrix-Rasse in Südeuropa, die südliche Rasse auch hier im Norden ihre Charaktere Jahre und Jahrzehnte lang beibehalten werden, bleibt zu prüfen. Vom entomologischen Standpunkt aus betrachtet, ist

es sehr wenig wahrscheinlich, dass sich unter dem Einfluss des nördlicheren Klimas von Lothringen aus der südlichen Reblausform die von ihr nur durch ihre Abneigung gegen einige Nährpflanzen derselben abweichende Pervastatrix entwickelt haben sollte. Dagegen wäre es durchaus plausibel, wenn dies durch einseitige Anpassung an die Nährsäfte der Europäerreben im Laufe von etwa $1^1/_2$ Menschenaltern eingetreten wäre. Denn die Phylloxeren sind

Pagnyer Infektionsversuch.	Villers l'Ormer Infektionsversuch.
Nach Infektion mit südfranzösischem Reblausgallenmaterial zeigten:	Nach Infektion mit Villers l'Ormer Reblausgallenmaterial zeigten:
I. Normale Bildung von Blattgallen und Wurzelnodositäten:	
Riparia Gloire de Montpellier,	
Riparia × Rupestris 107 Geisenheim,	
„ „ 175 Geisenheim,	
„ „ 101^{14} Richter,	
„ „ 3306 Couderc,	
„ „ 3309 Couderc,	
Riparia × Cunningham 535 Oberlin,	
Riparia × Chasselas 24 Laquenexy,	
Cordifolia × Rupestris 19 Geisenheim,	
II. Regelmäfsige Bildung kleinerer oder gröfserer Nodositäten bei Fehlen von Blattgallen:	
	Riparia × Rupestris 175 Geisenheim,
	„ „ 101^{14} Richter,
	Riparia × Cunningham 535 Oberlin,
III. Auftreten vereinzelter kleiner fertiler Gallen neben sterilen Gallen und Stichwunden, gelegentliche Bildung kleiner Nodositäten:	
Aramon × Rupestris Ganzin Nr. 1.	Aramon × Rupestris Ganzin Nr. 1.
IV. Völlige Immunität, Fehlen von Blattgallen und Wurzelknoten:	
	Riparia Gloire de Montpellier,
	Riparia × Rupestris 107 Geisenheim,
	„ „ 3306 Couderc,
	„ „ 3309 Couderc,
	Riparia × Chasselas 24 Laquenexy,
	Cordifolia × Rupestris 19 Geisenheim,

Pflanzenparasiten, welche die gesamte aufgenommene Nahrung assimilieren und keine Exkremente produzieren, dem Einflusse veränderter Nahrung also weit intensiver ausgesetzt sind als andere Tiere, die mit ihren Exkrementen große Bruchteile der aufgenommenen Nahrung wieder von sich geben. Die Möglichkeit einer einseitigen Anpassung gewisser Reblauskolonien an die Europäerrebe legt übrigens die Vermutung nahe, dass beide Reblausrassen bereits im Heimatlande der Reblaus vor deren Verschleppung nach

Europa vorhanden gewesen und gemeinsam von dort importiert worden sind, da eine Anpassung an die in den Alleghenys heimische, mit der Europäerrebe nächstverwandte Labrusca-Rebe die gleiche Wirkung ausgelöst haben könnte wie eine Anpassung an die Europäerrebe selbst. Die Lösung dieser und anderer mit dem Problem der Entstehung der Pervastatrix-Rasse zusammenhängenden Fragen wird noch viel Arbeit erfordern und lange Jahre in Anspruch nehmen, aber für die Praxis des Weinbaues ist sie von nebensächlicher Bedeutung.

Den Weinbau interessiert in erster Linie die relative Konstanz der Pervastatrix-Rasse. Wiederholt bin ich der Anschauung begegnet, dass wohl mit einer Rückanpassung der Pervastatrix an die von ihr jetzt gemiedenen Reben gerechnet werden müsse, wenn sie wirklich durch Anpassung an die Europäer- oder Labrusca-Rebe entstanden sei. Dass sich die auf normalanfälligen Reben, insbesondere auf Europäerreben und ihren nächsten Verwandten lebende Pervastatrix unmittelbar an die gegen ihren Stich immunen Reben anpassen könnte, erscheint aber nach den zahlreichen seit 1910 in Villers l'Orme ausgeführten Infektionsversuchen zurzeit als ausgeschlossen. Die Pervastatrix-Laus stirbt auf immunen Reben oder wandert von ihnen ab und büßt mit ihrem Tode den Versuch einer Anpassung an diese Reben, wenn es ihr nicht gelingt, rechtzeitig eine für sie geeignete Wirtsrebe zu erreichen.

Die Immunität gewisser Reben gegen den Befall durch die Pervastatrix-Laus ist nach meinen Studien unabhängig von äußeren Faktoren, wie Jahreszeit, Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Ernährung. Die immunen Reben konnten weder im Frühling, Sommer oder Herbst, noch im Freilande oder im Gewächshaus, noch auch bei verschiedenartiger Düngung, durch Pervastatrix-Läuse infiziert werden; sie bildeten weder Wurzelknoten (Nodositäten oder Tuberositäten) noch Blattgallen. Einzelne Sorten, die schon im Sommer 1910 untersucht werden konnten, haben ihre Immunität bis jetzt unverändert bewahrt und eine gleiche Konstanz dürfte für alle anderen immunen Reben zutreffen. Bei Kreuzungen zwischen immunen und nicht immunen Reben wird nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen die Immunität auf die Mehrzahl der Nachkommen vererbt, verhält sich also offenbar als dominanter Charakter. Demnach würde die Bildung von Blattgallen und Wurzelknoten eintreten, wenn die Immunitätsfaktoren fehlen oder bei Gegenwart anderer Eigenschaften nicht zur Geltung kommen können. Und in der Tat ließen sich nach den Beobachtungen meines Kollegen Herrn Rasmuson im Sommer 1913 sämtliche Sämlinge normal anfälliger Rebeneltern künstlich infizieren.

Alle diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die biologischen Eigenschaften der Pervastatrix-Laus bereits natürlich fixiert und unter normalen Verhältnissen konstant geworden sind.

Pervastatrix-Eigenschaften zeigen nun nicht nur die Villers l'Ormer Gallenläuse, sondern auch die übrigen bei Villers l'Orme im Freien an den Wurzeln von Europäerreben eingesammelten Wurzelrebläuse, mit denen ebenfalls keine immune Rebe zu infizieren war. Desgleichen ist bisher die Infektion immuner Reben mit Wurzelrebläusen aus dem Elsaß (Rosheim, Habsheim), aus Württemberg (Ingelfingen) und der Prov. Sachsen (Lobitsch) negativ verlaufen, so dass sehr wahrscheinlich eine weite Verbreitung der Pervastatrix-Rasse innerhalb der deutschen Infektionsgebiete zu erwarten ist. —

Es ergibt sich aus den vorstehenden Mitteilungen, dass ein und dieselbe Rebe zugleich immun und normal reblausanfällig sein kann, je nachdem ob sie mit der südeuropäischen oder mit der Pervastatrix-Laus infiziert wird. Die Immunität dürfte deshalb mit ganz bestimmten physiologischen Reaktionen parallel gehen, welche verhindern, dass zwischen dem Saft der angestochenen Rebenteile und dem Speichelsekrete der Reblaus die zur Gewebshypertrophie (Gallen-, Nodositäten-, Tuberositätenbildung) führende Wechselwirkung eintritt. Welcher Art diese der Gallenbildung entgegenwirkenden Faktoren sind, lässt sich kaum vermuten, aber sie dürften bei den anfälligen Rebensorten je nach dem Grade ihrer Resistenz teilweise oder gänzlich fehlen oder durch andere Faktoren unwirksam gemacht werden. Der eigenartige Heilungsprozess junger, vorzeitig von Gallenläusen verlassener Blattgallen, den wir an gallenbildenden Pervastatrix-Reben im Gegensatz zu den gallenimmunen Reben beobachten können, vollzieht sich bei Infektionen mit südfranzösischen Gallenläusen auch bei den gegen Pervastatrix-Gallenläuse immunen Reben. Schon hieraus erkennen wir, dass wir mit unseren bisherigen Untersuchungsmethoden nicht in der Lage sein konnten, die wahren inneren Ursachen der Immunität und Resistenz zu erforschen, für die quantitative Unterschiede im Gehalt der Rebensäfte an organischen Säuren kaum von Bedeutung sein werden. —

Nach ihrem Verhalten gegenüber der **Pervastatrix-Reblaus** bilden die Kulturreben folgende 4 Gruppen:

I. Völlig immune Reben.

Hierher gehören in erster Linie die reinen Rassen von Vitis Riparia (Vulpina), u. a. gloire de Montpellier, Baron Perrier, des Pallières, Pulliat, bourgeons bronzés, denis pubescent, pubescent blanc, à grandes feuilles, à grandes feuilles glabres, glabre vrai, à lobes convergents, portalis rouge, sericea und eine Anzahl

Nummern des Geisenheimer und Laquenexyer Sortiments. Ferner Vitis Rubra und mehrere Hybriden, u. a. Rupestris Cinerea de Grasset; Riparia × Rupestris Couderc 3306, 3309, Geisenheim 107; Solonis × Riparia 1616a; Cabernet × Rupestris 33a,; Hybrides Franc und Dromois; Cordifolia × Rupestris Geisenheim 19 u. 20. Wahrscheinlich können auch Rupestris × Berlandieri 301a, Riparia × Chasselas Laquenexy 24—27, Alicante Terras 20, York Madeira × Riparia Geisenheim 188, sowie gewisse Rassen von Vitis Berlandieri u. a. hierher gerechnet werden.

II. Reben, die nur vorübergehend schwach befallen werden und nach der Überwinterung in der Regel wieder reblausfrei sind („resistente" Reben).

Hier sind u. a. folgende Rebensorten zu nennen: Aramon × Rupestris Ganzin Nr. 1, Mourvèdre × Rupestris 1202, Riparia × Gamay Oberlin 595 und 604, Aramon × Riparia Teleky 143B. Ferner wahrscheinlich einige Rassen von Vitis Simpsoni, Coignetiae, Pagnucci, Amurensis.

III. Reben, die an den Blättern keine oder nur unvollkommen entwickelte, meist sterile Gallen, an den Wurzeln aber Nodositäten und Tuberositäten bilden und dauernd besiedelungsfähig, aber grofsenteils „resistent" sind.

Reben solcher Art sind u. a. die Hybriden Riparia × Rupestris 101[14] (Bouisset, Geisenheim, Löhnberg, Richter), 175 (Geisenheim); Riparia × Vinifera 44 (Laquenexy); Solonis × Vinifera 35 (Laquenexy); Madeleine royal × Riparia 33 (Laquenexy).

IV. Normal anfällige Reben, die fertile Gallen und Wurzelknoten bilden, dauernd besiedelungsfähig und meist reblausschwach sind.

Zu dieser Gruppe gehört die Mehrzahl unserer Kulturreben, insbesondere die Europäerreben Vitis Vinifera und Silvestris mit sämtlichen seither geprüften Sorten und die reinen Rassen von Vitis Labrusca und die Bastarde dieser Arten. Ferner sind hierher die Amerikanerreben Vitis Rupestris, Arizonica, Solonis, Palmata und Rassen von Vitis Berlandieri, Cordifolia und Monticola zu stellen. Normal anfällig sind des weiteren zahlreiche Hybriden Riparia × Rupestris, Rupestris × Vinifera, Riparia × Labrusca, Riparia × Vinifera, Berlandieri × Riparia u. a., die aufzuzählen es hier an Raum mangelt. Von Riparia-Reben ist nur die Sorte Riparia Splendens Geisenheim normal anfällig, doch ist es zurzeit noch nicht entschieden, ob diese Sorte nicht vielleicht eine Hybride Riparia × Rupestris ist.

Außer den hier genannten Rebensorten, deren Beobachtung weiter fortgesetzt wird, sind schon zahlreiche andere vorläufig untersucht worden, unter ihnen noch mehrere bekannte Unterlagsreben

und Direktträger. Da diese Infektionsversuche aber noch kein abschließendes Urteil zulassen, sei hier nur auf sie hingewiesen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich unter den bereits im Handel befindlichen, großenteils ausländischen Hybriden noch mehrere Sorten als pervastatrix-immun herausstellen werden. Da aber in Deutschland erst wenige immune Reben auf ihren praktischen Wert als Unterlagsreben erprobt worden sind, ist die Mehrzahl der pervastatrix-immunen Reben nach dieser Richtung noch zu prüfen.

Es harren also der Reblausforschung wie der Weinbautechnik umfangreiche und wichtige Arbeiten, deren tatkräftigste Förderung allen denen am Herzen liegen wird, die an einer Erhaltung und Kräftigung unseres mit vielen widrigen Faktoren schwer kämpfenden Weinbaues unmittelbar und mittelbar interessiert sind. Unsere eigenen nächstkünftigen Arbeiten werden neben der Fortführung der Studien über die Anfälligkeit der Rebensorten gegen Reblaus und deren Vererbung insbesondere dem Nachweis der Verbreitung der Pervastatrix-Rasse innerhalb der deutschen Infektionsgebiete gewidmet sein.

Die praktische Bedeutung der Pervastatrix-Frage ist bereits vor kurzem in einem Artikel der elsaß-lothringischen Landwirtschaftlichen Zeitung durch Herrn Ökonomierat Wanner beleuchtet worden. Aus seinen Ausführungen sei hier nachdrücklichst die Mahnung wiederholt, wegen der Gefahr einer Einschleppung der südeuropäischen Reblausrasse den Import von ausländischem Rebmaterial auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken und möglichst ganz in die Hände des Staates zu legen, was um so eher geboten erscheint, als wir die im Auslande über Reblausanfälligkeit gemachten Erfahrungen nicht mehr ohne Nachprüfung seitens deutscher Anstalten auf unsere deutschen Verhältnisse übertragen können.

St. Julien bei Metz, den 11. Dezember 1913.

Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

Inhalt:

I. Einleitung.
1. Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und den Merostomen in ihrer ganzen Organisation.
2. Ableitung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen als ein Teil der *Limulus*-Theorie.

II. Kiementheorie bis zu unseren Tagen (und Bau der fertigen Lunge).
  1. Embryologische Literatur.
  2. Bau der fertigen Lunge, Ähnlichkeit derselben mit den *Limulus*-Kiemen.
  3. Theoretische Versuche, die Umwandlung der Kiemen in die Lunge zu erklären; Ansichten von MacLeod, Milne-Edwards, Lankester, Laurie, Kishinouye, Berteaux.

III. Entwickelung der Lunge nach den neuesten Angaben und theoretische Vorstellungen, welche sich daran anknüpfen lassen.
  1. Entwickelung der Lunge bei den Spinnen nach Purcell, 1909 und die Theorie von Kingsley.
    A. Anlage der abdominalen Extremitäten und der Lunge, Bildung des Spiraculums und das Einsinken des Beines.
    B. Faltenbildung an dem Lungenbeinpaar, Unterschiede in der Entwickelung der Lungen und der *Limulus*-Kiemen und Theorie von Kingsley. 1885.
  2. Theoretische Vorstellungen über das Einsinken des Lungenbeines.
    A. Theorie von Kingsley, 1893.
    B. Ergänzungen, welche wir zu dieser Theorie hinzufügen können.
      a) Der Lungensack entstand durch besonderes Wachstum des Beines, welches in seinem Wachstum verhindert war.
      b) Unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft als Ursache des Entstehens der Luftkammern und zu gleicher Zeit als Ursache des Einsinkens des Beines.
      c) Warum das Lungenbein zunächst nach außen wächst.
      d) Frühzeitige Anlage des Lungensackes.
      e) Schemen, welche das oben Ausgeführte illustrieren.
      f) Mitosen auf der Beinhinterfläche als Beweis.
      g) Das Schicksal des Abdominalanhanges im 9. (Tracheen-)Segment.
      h) Ob die Abnormitäten von *Limulus* die Kiementheorie stützen.
      i) Umrollungsprozess als mögliche Ursache des Einsinkens des Beines.
      k) Verschwinden der abdominalen Beine vom Standpunkt der Statik und Mechanik des Arachnoideenkörpers.
      l) Differenzen zwischen den Theorien von MacLeod und Kingsley.
      m) Funktion der Kiemen nach der Umwandlung.
      n) Die Reduktion der Abdominalbeine, betrachtet im Zusammenhang mit der allgemeinen Reduktionstendenz des Abdomens.
      o) Bedeutung der Experimente von Hyde.
      p) Umwandlung der Kiemen zu luftatmenden Organen bei Onisciden als parallele Erscheinung bezeugen uns die Leichtigkeit solcher Umwandlung bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen ebenso wie die Lebensweise von *Limulus* und Struktur seiner Kiemen und die Struktur der Lungenblätter von Arachnoideen.
      q) Atmung und Lebensweise der Skorpione.
  3. Bestätigung der embryologischen Angaben von Purcell durch Kautzsch und Iwanič und die widersprechenden Ansichten von Janeck und Montgomery.
  4. Entwickelung der Lungen bei den primitiven Arachnoideen.
  5. Zusammenstellung der embryologischen Daten, welche zugunsten der Kiementheorie sprechen.
  6. Andere Ansichten über die Entstehung der Lungen: von Kautzsch, Dahl, Leuckart (und anderen), Lamy, Jaworowsky, Kennel, Bernard, Sinclair, Wheeler, Rucker.

IV. Entwickelung der Tracheen und die Frage nach ihrer Phylogenese.
  1. Bedeutung dieser Frage für die *Limulus*-Theorie.
  2. Ontogenetische Entwickelung der Tracheen nach Purcell, 1909 und 1910.

3. Vergleichend-anatomische Beweise von Purcell, dass der mediane Tracheenstamm einer Entapophyse und der laterale einer Lunge homolog sind.
4. Purcell's Erklärung dafür, wie und warum die Entapophyse zur Trachee werden konnte.
5. Wie und bei welchen Spinnen sich die Lunge in den lateralen Tracheenstamm umgewandelt hat.
6. Bestätigung der Ansichten Purcell's durch Untersuchungen von Lamy und Kautzsch und die zum Teil abweichenden theoretischen Vorstellungen des letzteren.
7. Polyphyletischer Ursprung der Tracheen bei den Arachnoideen und Arthropoden überhaupt. Die Tracheen können die Verwandtschaft der Eutracheaten und Arachnoideen nicht beweisen.
8. Unterschiede zwischen den Arachnoideen- und Insektentracheen.

V. Unterschiede in der gesamten Organisation zwischen den Arachnoideen und Insekten.
VI. Unterschiede zwischen den Arachnoideen und Merostomen.
VII. Unterschiede zwischen den Merostomen und Crustaceen.
VIII. Einwände gegen die *Limulus*-Theorie.
IX. Die systematische Stellung der Merostomen und Arachnoideen.

I. Einleitung.

Die vergleichende Anatomie (s. z. B. Zusammenstellung von Lankester, 1904) und die Entwickelungsgeschichte der Arachnoideen und des *Limulus* (wie sie z. B. in dem Lehrbuch von Korschelt und Heider zusammengefasst ist), haben schon längst auf die Verwandtschaft dieser Gruppen hingewiesen.

Die Durchsicht der betreffenden Literatur kann jedem nicht voreingenommenen Zoologen zur Genüge zeigen, wie nahe beide Gruppen zueinander stehen. Vor allem können auch die neueren Arbeiten, welche nach der Veröffentlichung der erwähnten Zusammenstellungen erschienen sind, die sogen. *Limulus*-Theorie nur stützen und zwar durch anatomische, entwickelungsgeschichtliche und physiologische Tatsachen[1]). Soweit unsere jetzigen Kenntnisse über die Anatomie und die Entwickelung von *Limulus* reichen, sind die Arachnoideen in der Tat als die nächsten Verwandten der Merostomen anzusehen: sie müssen von den letzteren, resp. von einem mit den Merostomen gemeinsamen Ahnen abgeleitet werden. Mit keinem Tiere hat *Limulus* so viele gemeinsame Merkmale als mit *Scorpio* und umgekehrt, mit keiner anderen Klasse haben die Arachnoideen so viel Gemeinsames wie mit den Merostomen. (Es ist der große Verdienst von Lankester 1881—1904 dies in überzeugender Weise gezeigt zu haben.)

Die Einwände, welche gegen die *Limulus*-Theorie ins Feld geführt worden sind (die allerletzten mitgerechnet), können bei unseren jetzigen Kenntnissen keiner Kritik standhalten, wie ich in bezug auf die hauptsächlichsten derselben in dieser Schrift zeigen werde.

1) Ich hoffe, die erneuerte Zusammenstellung der gesamten auf die Abstammung der Arachnoideen sich beziehenden Literatur in Kürze folgen zu lassen.

1. Ähnlichkeit zwischen den Merostomen und Arachnoideen in ihrer ganzen Organisation.

Die Übereinstimmung zwischen Arachnoideen und *Limulus* äußert sich: in dem allgemeinen Habitus der Tiere (Eurypteridae und Scorpionidae); in der parallelen Erscheinung, dass bei den Merostomen und den Arachnoideen „macrure" und „brachyure" Formen vorkommen; in der allgemeinen Zahl der Segmente, in ihrer der Zahl nach entsprechenden Verteilung auf ähnliche Körperregionen; in dem Vorhandensein eines und desselben abortiven embryonalen Segmentes (Brauer, 1895; Kishinouye, 1892)[2]); in Bau, Funktion und Entwickelung der Extremitäten, wobei die entsprechenden Extremitäten bei *Limulus* und bei den Arachnoideen ähnliche Lage und ähnliche Verteilung auf die entsprechenden Segmente und Körperregionen aufweisen (dies wird auch durch die Innervation bestätigt, soweit solche ermittelt ist, so dass wir Segment für Segment, Extremität für Extremität, wie es scheint, miteinander vergleichen können); in dem Vorhandensein des Endstachels; in dem negativen Merkmal, dass ihnen Antennen und eine Sonderung des Kopfes abgehen; in dem Bau des Innenskelettes (Endosternit); in der gesamten inneren Organisation der Tiere: den Nerven-, Zirkulations-, Respirations-, Genital- und Exkretionssystemen und in der Entwickelung dieser Organe (soweit sie bekannt ist).

Bemerkenswerterweise zeigen auch die histologischen Details Übereinstimmung, so z. B. die Retinulae der Augen, pilasterähnliche Zellsäulen der Lungen-, resp. der Kiemenblätter u. s. w.

Und, was außerordentlich wichtig ist, es zeigen alle Organe bei *Limulus* und bei den Arachnoideen innerhalb desselben Individuums dieselben Beziehungen zueinander hinsichtlich ihrer gegenseitigen Lage, ihrer Funktion und ihrer ontogenetischen Entwickelung. So sind z. B. die Cheliceren bei den Merostomen und den meisten primitiven Arachnoideen ganz ähnlich beschaffen (kleine scherentragende Extremitäten, aus drei Gliedern bestehend)[2a]). Hier wie dort liegen sie präoral. Bei den Embryonen beider Gruppen sind sie aber zunächst postoral; erst durch die in beiden Gruppen ähnliche Wanderung erreichen sie ihre präorale Lage. Die Abgliederung des Chelicerensegmentes und das verspätete Auftreten der betreffenden Extremität verläuft in beiden Gruppen in charakteristischer und übereinstimmender Weise, wie es aus den Angaben von Kingsley, 1892, Kishinouye, 1892, Brauer, 1895 (II. Teil, p. 355) u. a. hervorgeht. Weiter, die Nerven, welche diese Cheliceren innervieren, haben denselben Ursprung vom Gehirn (wie

2) S. auch Börner 1902.

2a) Unter den Merostomen besitzen nicht nur *Limulus*, sondern auch die Eurypteriden präorale Extremitäten von auffallender und täuschender Ähnlichkeit mit denen der Arachnoideen, wie es Laurie 1893 und besonders klar Holm 1898 gezeigt haben.

auch das gesamte Gehirn hier wie dort nach Viallanes, 1892 (1893), ähnlich gebaut ist); aber das betreffende Ganglion verschmilzt erst nachträglich mit dem Gehirn, und das geschieht in ganz übereinstimmender Weise bei *Limulus* und bei den Arachnoideen. Endlich inserieren sich die Muskeln bei den Arachnoideen und bei *Limulus* in ganz gleicher Weise (Börner, 1904, p. 56) an das Vorderende des Endosternums, also an das Innenskelett, welches seinerseits eines der auffallendsten gemeinsamen Merkmale beider Gruppen bildet, wie es bereits Straus-Dürckheim 1828 erkannt hat. Die Ähnlichkeit der Cheliceren in bezug auf ihre Form, Lage, Entwickelung und Innervation steht demnach im Zusammenhang mit der Ähnlichkeit in dem gesamten Nervensystem, in dem Muskelsystem und dem Innenskelett.)

Ebenso wird das im Bau, in der Entwickelung, in der Funktion ähnliche Genitaloperculum, welches bei *Limulus* und bei den Arachnoideen augenscheinlich einem und demselben Segment angehört, in übereinstimmender Weise hier und dort von der cephalo-thorakalen Nervenmasse innerviert, trotzdem dieses Beinpaar in beiden Gruppen dem Abdomen angehört. (Das rührt daher, dass auch die Konzentration und die Gliederung des Zentralnervensystems in beiden Fällen ganz ähnliche sind.

Die übrigen Extremitäten sind bei den Merostomen und bei den Arachnoideen ebenfalls ähnlich gebaut (Vorhandensein der typischen Scheren auf dem 2. Extremitätenpaar, Zahl der Glieder, Details der Struktur bei dem 5. prosomalen Beinpaar nach Pocock, 1901); sie verteilen sich, wie oben erwähnt, in einer nach Zahl, Bau und Funktion übereinstimmenden Weise auf die entsprechenden Segmente und Tagmata (Körperregionen); sie haben weiter dieselben Lagebeziehungen zu der Mundöffnung und dieselben Beziehungen zu der Nahrungsaufnahme dank ihrer Gnathocoxen.

Aber nicht nur zum Nervensystem und zu den Segmenten, sondern auch zu den anderen inneren Organen zeigen die Extremitäten in beiden Gruppen ganz identische Beziehungen, z. B. das 1. mesosomale Beinpaar (Genitaloperculum der Skorpionen und des *Limulus*) zu den Geschlechtswegen, das 3. Gangbeinpaar zu der Coxaldrüse (welche hier und dort in einem Paar sich findet und ähnlich beschaffen ist), endlich das 2.—6. mesosomale Beinpaar von *Limulus* und das 3.—6. mesosomale Beinpaar von *Scorpio* zu den Respirationsorganen.

Also all die genannten Extremitäten in beiden Gruppen, wie auch das Nerven-, Genital-, Respirations- und Exkretionssystem sind ähnlich beschaffen und die Beziehungen der entsprechenden Extremitäten zu diesen inneren Organen die gleichen.

Das Blutgefäßsystem von *Limulus* ist ähnlich dem der primitiven Arachnoideen, ebenso das Nervensystem; und auch die Be-

ziehungen dieser beiden Organsysteme zueinander sind in beiden Gruppen übereinstimmend. (Die Blutgefäße umgeben das Zentralnervensystem und seine Nerven.)

Für *Limulus* und Arachnoideen (*Scorpio*) sind die sogen. venoperikardialen Muskeln außerordentlich charakteristisch, weil sie, wie es scheint (Lankester, 1904), nur bei diesen Tiergruppen vorkommen. Und die topographischen und funktionellen Verhältnisse dieser Muskeln zu den Blutlakunen, zu dem Pericardium und zu den Respirationsorganen sind in beiden Gruppen die gleichen.

Man kann in Anbetracht so zahlreicher Ähnlichkeitszüge, welche in jedem Organ zu finden sind, welche sozusagen ineinander greifen und miteinander sich verflechten, gewiss nicht von rein zufälliger Übereinstimmung sprechen.

Außer den bereits oben angeführten Tatsachen zeigt die Entwickelung der Arachnoideen und Merostomen noch zahlreiche andere gemeinsame Züge, wie man es aus der Zusammenstellung von Korschelt und Heider, 1892, aus den Arbeiten von Kingsley, 1885, 1892, 1893, Patten, 1890, 1893, Kishinouye, 1892, Brauer, 1895, Pappenheim, 1903, p. 138, Heymons, 1904 u. a. ersehen kann.

Hier sei nur noch auf zwei Tatsachen von evidenter, palingenetischer Bedeutung hingewiesen.

Das Vorhandensein von Gnathocoxen (Kauladen) an den Gangbeinen ist als ein recht primitives Merkmal anzusehen, weil es bei Trilobiten, Gigantostraken und Merostomen angetroffen wird und für sie sehr typisch ist. Dieses Merkmal bedeutet in physiologischer Hinsicht so viel, als dass bei den betreffenden Formen noch keine Arbeitsteilung, noch keine Differenzierung in Gangbeine und Mundwerkzeuge eingetreten ist; hier funktionieren die Gangbeine dank ihrer Gnathocoxen zugleich als Mundwerkzeuge. Dieses Merkmal ist bei den Arachnoideen in verschiedenem Grade erhalten geblieben. Vom Standpunkt der *Limulus*-Theorie ist der Umstand verständlich, dass gerade die primitivsten von ihnen, die Skorpione, die Gnathocoxen am besten ausgebildet haben und das biogenetische Grundgesetz gibt uns die Erklärung dafür, warum sie im embryonalen Leben stärker (auf sämtlichen Beinpaaren), als beim erwachsenen (auf drei Beinpaaren) entwickelt sind[3]). Bei den übrigen Arachnoideen haben nur die Maxillarpalpen (das 2. Extremitätenpaar) die Gnathocoxen bewahrt[3a]). Doch auch hier treten sie em-

3) Die silurischen Skorpione sollen nach Pocock 1901 auch in dieser Hinsicht vermittelnde Stellung zwischen den Eurypteriden und rezenten Skorpionen einnehmen, insofern bei ihnen auch die zwei letzten Beinpaare in jedem Paar längs der Medianlinie des Körpers mit ihren basalen Gliedern sich berührten.

3a) Die Opiliones haben zwar außerdem noch Kauladen auf den Gangbeinen, doch bezeichnet sie Börner, 1904 im Gegensatz zu den primären Kauladen der Skorpione und zu denen der Maxillarpalpen aller Arachnoideen als „sekundäre".

bryonal vorübergehend auf, wie es Heymons 1904[1] bei den Solifugen nachgewiesen hat. Und wenn endlich durch Schimkewitsch, 1911 neuerdings auch noch bei den primitiveren Spinnen (Tetrapneumones) solche Rudimente auf sämtlichen Gangbeinen nachgewiesen worden sind, so bestätigt dieser Umstand aufs neue, wie sich dieses uralte, typische Trilobiten- und Merostomenmerkmal, welches viele geologische Perioden überlebt hat, der ganzen Organisation der Arachnoideen noch anhaftet und demnach immer wieder und wieder auftauchen kann.

Als ein ebenfalls uraltes Merkmal sind die scherentragenden Cheliceren der Arachnoideen anzusehen, weil sie den Gigantostraken und Xiphosuren gemeinsam sind und überall homologe Gliederung aufweisen (Börner, 1903). Auch dieses typische Merostomenmerkmal, welches bereits die ältesten Merostomen auszeichnet und sonst bei den Arthropoden nicht vorkommt, ist der Organisation der Arachnoideen noch so eigen, dass es bei den meisten Formen unverändert blieb und endlich dort, wo es in seiner typischen Form verschwunden ist, noch heutzutage in der Ontogenese in seiner uralten Form vorübergehend auftritt (embryonale Scheren an der 1. Extremität bei den tetrapneumonen Spinnen nach Schimkewitsch, 1911). (S. auch die Anmerk. am Schlusse des Artikels.)

2. Ableitung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen als ein Teil der *Limulus*-Theorie.

Sind aber auch die Respirationsorgane der Arachnoideen — die Lungen — von den Merostomenkiemen abzuleiten?

Es gibt sehr viele Forscher, welche die auffallende Ähnlichkeit, welche bezüglich des Baues zwischen den Arachnoideen und Merostomen existiert, nicht in Abrede stellen und auch wirkliche Verwandtschaft beider Gruppen zugeben, hingegen aber zögern, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten.

Müssen wir trotz der unzweifelhaften Verwandtschaft beider Gruppen annehmen, dass die Lungen unabhängig von den Merostomenkiemen sich entwickelt haben und Organe sui generis darstellen?

Auch diese letzte Annahme wäre wohl, rein theoretisch betrachtet, als möglich anzusehen und aus der Unmöglichkeit, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten, würde sich durchaus noch nicht ergeben, dass die Arachnoideen mit den Merostomen keinen gemeinsamen Ursprung haben könnten, wie es manche Forscher sich vorstellen. Man kann nämlich noch mit der Möglichkeit rechnen, dass die Lungen nicht aus den Kiemen, wohl aber beide, die Lungen und die Kiemen, aus einer gemeinsamen Anlage entstanden sind, von welcher aus beide in divergenter Richtung sich weiter entwickelt haben (wie es noch heutzutage Kautzsch, 1910 und Dahl,

1911 für möglich halten). Allerdings ist eine solche gemeinsame Anlage, die noch primitiver wäre als die Merostomenkiemen und nicht als typische Kieme funktionierte, sehr schwer vorstellbar und man müsste sie mehr im Reiche der Phantasie als in der Wirklichkeit suchen.

Aber es wäre vielleicht auch zu erwägen, ob die Arachnoideen bei ihrer Umwandlung aus den Merostomen die Kiemen nicht gänzlich verloren hätten; vielleicht sind bei ihnen ganz unvermittelt neue Organe entstanden, vielleicht zuerst als nutzlose Abnormitäten, als Mutanten, die erst später ihre Verwendung als Respirationsorgane fanden. (Allerdings wäre dabei die auffallende Ähnlichkeit der neuentstandenen Lungen mit den verschwundenen Kiemen schwer zu erklären.)

Um diese Fragen zu entscheiden, müssten wir die Anatomie und die Entwickelung der Respirationsorgane bei den Arachnoideen, wie sie uns die neueren Arbeiten ergeben haben, näher ins Auge fassen.

II. Kiementheorie bis zu unseren Tagen und Bau der fertigen Lunge.

1. Embryologische Literatur.

Die Lungen der Arachnoideen sind derart gebaut, dass sie schon lange den Zoologen Anlass gegeben haben, sie mit den Merostomenkiemen zu vergleichen (Milne-Edwards, 1873, van Beneden, 1882, Lankester, 1881, 1885, 1904, MacLeod, 1884, Kingsley, 1885, 1893, Bruce 1886—1887, Laurie, 1890, 1892, 1894, Kishinouye, 1891, 1892, Simmons, 1894, Brauer, 1895.

Auch ihre Entwickelung, so fragmentarisch sie auch zu jenen Zeiten bekannt war, konnte nur diese Vorstellung stärken.

Schon Metschnikoff, 1870 (1871) hat gezeigt, dass die Lungenhöhlen der Skorpione hinter den abdominalen Beinen entstehen[4]), und für die Spinnen ist schon von Salensky[5]) 1872 behauptet worden, dass bei ihnen das 1. Abdominalfußpaar sich in die Lungen umwandelt. Seitdem hat eine ganze Reihe von Forschern auf diesen innigen Zusammenhang der Lungen mit den abdominalen Beinpaaren hingewiesen, obschon die wahre Natur dieses Zusammenhanges immer noch unklar blieb. (Dies gilt besonders für Bruce 1886—1887 und Pereyaslawzewa 1901, 1907.)

Auch war es bereits durch Locy (1886) bekannt, dass die Lungenblätter aus ektodermalen Falten entstehen.

4) Vorher hatte bereits Ganin (teste Salensky, 1872) die Umwandlung des 3., 4., 5. und 6. abdominalen Beinpaares in Lungen bei *Scorpio* beobachtet.

5) Zwar betont Salensky ausdrücklich, dass die Lungen aus den Geweben des Beines selbst entstehen (gegenüber der Beschreibung von Metschnikoff, welcher sie auf eine hinter den Beinen entstehenden Einsenkung zurückführt), doch ist die Umwandlung von ihm nicht klar dargestellt.

Morin, 1887, 1888 hat zuerst die wichtige Tatsache nachgewiesen, dass das erste embryonale Abdominalbeinpaar die Lungendecken des erwachsenen Tieres liefert. Nach ihm stülpt sich das Ektoderm hinter diesen Beinen ein; diese Einstülpung wächst unter die Ansatzstelle des Beines und später wird sie zur Lunge der Spinne; das entsprechende Abdominalbein aber verflacht und wandelt sich in das Lungenoperculum um. Im weiteren Entwickelungsverlauf bildet diejenige Wand der ektodermalen Tasche, welche an das zukünftige Operculum angrenzt, eine Reihe von Falten; diese haben ziemlich dicke Wände, in welchen die Kerne reihenweise angeordnet sind. Die Zahl der Falten vergrößert sich, ihre Wände werden dünner und sie erleiden weiter die Umwandlungen, welche Locy beschrieben hat.

Damit war bereits der Zusammenhang der abdominalen Extremitäten und der Lungenanlage zum Teil aufgeklärt worden. Aber Morin hat keine theoretische Auffassungen über die Phylogenese der Lungen auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellt und kam, wie es scheint, noch nicht zu der Vorstellung, dass nicht nur das Operculum allein, sondern auch die Lungenblätter nichts anderes als Teile dieser Extremität sind. (Dafür verwerteten Korschelt und Heider 1892, p. 606 diese Angaben von Morin in theoretischer Weise und suchten sie mit der Theorie von MacLeod in Einklang zu bringen.)

Kishinouye, 1891 bestätigte die Angabe von Morin über die Entstehung des Operculum und klärte die Entwickelung der Lunge und die Vorstellung von ihrer Phylogenese noch mehr auf. Nach ihm ist die vordere Wand der ektodermalen, hinter dem Bein entstehenden Einstülpung[6]) nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität. Diese Wand ist verdickt und bildet die Lungenblätter so wie die Hinterfläche des *Limulus*-Beines die Kiemenblätter. Das äußere Epithel der Extremität wird zum Operculum der Lunge. Das Bein selbst wird nicht eingestülpt.

Er sagt (p. 69, 70): "In the basal part of the first abdominal appendage of each side arises an ectodermic invagination whose opening faces away from the median line. It is neither deep nor spacious but is a little pocket-like invagination. This is the beginning of the lung-book. The development of this organ, briefly stated, is as follows. Of the wall of the invaginated pocket, that which faces the distal end of the appendage is much thicker than the opposite wall, filling the interior of the appendage. The cells composing it become after a while arranged in parallel rows (figs. 34 u. 47). Each two of these parallel rows adhering together produce

6) Diese Einstülpung entsteht nach ihm eigentlich nicht hinter, sondern in dem basalen Teil der Extremität selbst (s. das unten angeführte Zitat aus Kishinouye).

the lamellae of the lung-book. The external epithelium of the appendage which cover these lamellae becomes the operculum of the lung-book after it is depressed in height."

Wenn auch diese Beschreibung vielleicht etwas kurz und unklar gefasst ist (wenigstens erschien sie so vermutlich Simmons (1894) und Purcell (1909), welche ihr sehr wenig Aufmerksamkeit schenken), so stellen die nächsten Sätze von Kishinouye und seine Abbildung (Fig. 34) außer Zweifel, dass nach ihm die Lungenblätter der Spinnen auf der Hinterfläche des Beines entstehen wie bei *Limulus* die Kiemenblätter.

"It is very probable," sagt er auf p. 70, "that the lung books were derived from the gills of some aquatic arthropodous animals such as *Limulus*; for the lung-books are nothing more than the lamellar branchiae of *Limulus* sunk beneath the body surface. The tubular trachea may afterwards have been derived from the lung books. The branchial lamellae of *Limulus* are formed as outgrouths of the ectoderm at the lower (posterior) surface of abdominal appendages, and those of spiders are also produced really in the lower surface of the first abdominal appendage (in the dipneumones spider)[7] . . . I cannot agree with the view of some authors who maintain that the lung-book is derived from a cluster of tracheae". Wenn die Tatsache, dass die abdominale Extremität als Operculum bestehen bleibt — worauf Morin und Kishinouye hingewiesen haben — schon früher mehr betont und nicht so oft außer acht gelassen worden wäre, so würden vermutlich manche falsche theoretische Vorstellungen vermieden worden sein (so von Laurie, 1890, Lamy, 1902 etc.) und die Ableitung der Lungen aus den Kiemen wäre nicht so lange bezweifelt worden.

Simmons (1894) widmete eine spezielle Arbeit der Entwickelung der Respirationsorgane der Araneiden, welche die Angaben von Morin und Kishinouye bestätigte. Er betont mit besonderem Nachdruck, ebenso wie es Kishinouye getan hat, dass die Lungenblätter an der hinteren Fläche der Extremität entstehen wie bei *Limulus*. Außerdem macht er darauf aufmerksam, dass die Lungenblätter auch in derselben Reihenfolge sich entwickeln wie nach den Angaben von Kingsley die Kiemenblätter von *Limulus* — ein wichtiger Beweis für die Kiementheorie[8]). Nach Simmons sinkt die Extremität ins Körperinnere genau in derselben Weise wie es Kingsley 1885 und 1893 sich theoretisch vorgestellt hat.

Laurie, 1890, 1892, 1894 war durch seine embryologischen Untersuchungen ebenfalls zu der Vorstellung geführt, dass die Lungen

7) Damit bestätigte Kishinouye zum Teil die theoretischen Auffassungen, welche Kingsley bereits im Jahre 1885 entwickelt hatte.

8) Diesen Beweis hat bereits Kishinouye 1892 aufgestellt, indem er ihn gegen die Umstülpungshypothese von Lankester, 1885, anführt (s. weiter unten).

den Kiemenbeinen von *Limulus* entsprechen. In seinen zwei ersten Arbeiten hatte er nicht mit Genauigkeit verfolgen können, was aus der embryonalen Extremität bei den erwachsenen Tieren wird, und schloss sich in den theoretischen Vorstellungen darüber zuerst an Lankester 1885, dann an MacLeod 1884 an. In der Arbeit von 1894 hat er in Übereinstimmung mit Simmons darauf hingewiesen, dass die Lungenblätter auch bei den Pedipalpen auf der hinteren Fläche der entsprechenden embryonalen Extremität ihre Entstehung nehmen (p. 358, Fig. 22, Taf. 5); weiter ist er durch vergleichend-anatomische Betrachtung ebenfalls zu der Ansicht gekommen, dass die abdominalen Anhänge zu Lungenoperculae werden müssen (1894, p. 41).

Brauer, 1895, gibt die beste Beschreibung der ersten Entwickelungsstadien der Lungenfalten beim Skorpion und betont, dass die vordere Wand der Lungenhöhle, welche die Lungenblätter trägt, eigentlich nichts anderes als die hintere Fläche der betreffenden Extremität darstellt. Er spricht sich im Anschluss an Kingsley und Simmons für die Ableitung der Lungen aus den Kiemen aus[9]).

Im Jahre 1895 ist die höchst wichtige Arbeit von Purcell erschienen, in welcher er zum erstenmal ganz unzweideutig zeigt, dass die ersten Lungenblätter nicht im Innern der Lungenhöhle, sondern auf der freien Oberfläche der embryonalen Extremität entstehen, ehe die letztere noch begonnen hat, sich in den Körper einzusenken.

Doch ist diese wichtige Tatsache bis in die letzte Zeit von den meisten Forschern unbeachtet geblieben.

Von der anatomischen Grundlage aus haben besonders Lankester, 1881, 1885, MacLeod, 1884 und Kingsley, 1885, 1893 auf die Homologie der Merostomenkiemen und der Arachnoideenlungen hingewiesen.

Im Zusammenhang nun mit diesen anatomischen und embryonalen Tatsachen und zum großen Teil noch vor der Entdeckung vieler von diesen Tatsachen, ist eine Reihe von Theorien aufgestellt worden, nach welchen die Lungen nichts anderes als umgewandelte Merostomenkiemen seien. Zugleich versuchten sie die Art und Weise dieser Umwandlung der Kiemen zu Luftrespirationsorganen zu erklären. Wenn die Theorien den Tatsachen vorangeeilt sind, und zwar manchmal in sehr glücklicher Weise (Kingsley, 1885, 1893), so ergibt sich daraus, dass die gesamte Organisation von *Limulus* die Ableitung der Arachnoideen aus den Merostomen und die Ableitung der Lungen aus den Kiemen sehr nahe legte.

9) Allerdings scheint die Reihenfolge, in welcher die Lungenblätter entstehen, bei ihm nicht richtig angegeben zu sein (s. Purcell, 1909).

Eine solche Theorie hat schon Milne-Edwards 1873 aufgestellt, dann Lankester 1881 (a u. b), welcher im Jahre 1885 seine Theorie modifizierte und schließlich im Jahre 1904 sich zu der Theorie von Kingsley bekannte. Dann erschien für die weitere Entwickelung der Ansichten die sehr wichtige und durch ihre Klarheit und Logik sehr aufklärend wirkende Theorie von MacLeod 1884, die aber mit den später bekannt gewordenen embryonalen Tatsachen nicht so im Einklang stand, wie die Theorie von Kingsley, 1885, 1893. Letztere scheint, besonders nach der Veröffentlichung der Arbeit von Purcell 1909, die gelungenste von allen zu sein, besonders was die Umwandlung der Kiemenblätter zu Lungenblättern angeht.

Auch Laurie (1890, 1892 und 1893) hat theoretische Vorstellungen im Zusammenhang mit seinen embryonalen Arbeiten entwickelt, zuerst im Anschluss an die Lankester's Theorie, später im Anschluss an die von MacLeod. Kishinouye (1891 und 1892) leitet die Lungen ebenfalls von den *Limulus*-Kiemen ab und kritisiert (1892) die Theorie von Lankester (1885). Das letztere geschah auch von Schimkewitsch (1906). Endlich finden wir auch bei Berteaux (1889) einige theoretische Betrachtungen hierüber.

Bevor wir diese Theorien näher kennen lernen, müssen wir die Beschreibung des Lungenbaues einschalten. Diesen Bau betrachten wir nur in seinen Hauptzügen, so wie er sich durch die neuesten Untersuchungen herausgestellt hat und soweit es für das Verständnis des Nachfolgenden nötig ist.

2. Bau der fertigen Lunge.

Unter den Arachnoideen atmen bekanntlich die Skorpioniden und Pedipalpiden nur durch Lungen, und ebenso die Araneengruppe der Tetrapneumones[10]). Die Gruppe der Dipneumones dagegen hat Lungen und Tracheen, mit Ausnahme der Familie der Caponiidae, welche nur 2 Paar Tracheen besitzt[11]). Alle anderen Arachnoideen haben nur Tracheen.

Die Skorpione haben die größte Zahl von Lungen (und Respirationsorganen überhaupt), nämlich 4 Lungen-Paare in den Körpersegmenten 10—13 (wenn wir das embryonale abortive, von Brauer entdeckte 7. Segment mitrechnen). Die primitiven Pedipalpi und Tetrapneumones unter den Araneae haben 2 Paare von

10) Nach der neueren Klassifikation, die die Teilung nach Tetra- und Dipneumones nicht anerkennt, haben nur Lungen: Unterordnung Mesothelae (Liphistidae) und Unterordnung Mygalomorphae, und in der Unterordnung Arachnomophae die Familie der Hypochilidae.

11) Weil, wie es aus der Arbeit von Purcell hervorgeht (s. w. unten), bei ihnen nicht nur das 2. Lungenpaar, wie bei den übrigen Dipneumones, sondern auch das 1. Lungenpaar in die Tracheen umgewandelt ist.

Lungen in den Körpersegmenten 8 und 9, die Dipneumones nur 1 Paar im 8. Körpersegment[12]).

Die Lungen (auch manchmal Tracheenlungen, Blättertracheen, Fächertracheen, Kiemenlungen genannt) bestehen aus einer Höhle (Lungensack, Lungenhöhle, Vorkammer, Vorraum, Vestibulum, auch äußere Luftkammer genannt); diese Höhle (s. Fig. 1, *Lh*) entsteht als eine Einsenkung des Ektoderms hinter der abdominalen Extremität des betreffenden Segmentes. Bei erwachsenen Tieren führt von außen nur eine enge, quere Spalte (Stigma, Spiraculum, Pneumostom. s. Fig. 1, *st*) in diese Lungenhöhle, manchmal nicht direkt, sondern mittels eines kurzen Ganges („Pedicel" von Purcell)[13]).

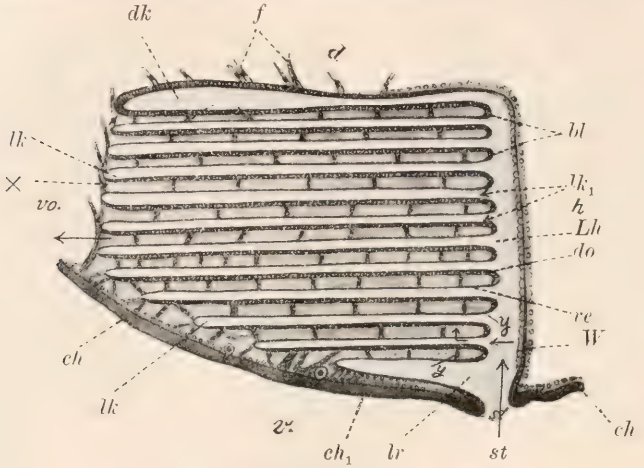


Fig. 1.

Ventral von jeder Lungenhöhle befindet sich eine besonders beschaffene Partie der ventralen Körperwand — das Operculum (Fig. 1, ch_1), welches, wie es schon Morin 1887, 1888, Kishinouye 1891 und besonders eingehend Purcell 1909 gezeigt haben, nichts anderes ist als ein Teil der embryonalen, an den Körper angedrückten, mit ihrer Hinterfläche in den Körper halbversunkenen Extremität des Abdomens.

12) Die Zugehörigkeit der Lungen zu den genannten Segmenten ist für die Skorpione durch Brauer 1895 und Pereyaslawzewa 1907, für die Spinnen durch alle neueren Arbeiten nachgewiesen; für die Pedipalpen wird sie von Purcell 1909, p. 88, 89) auf Grund der embryologischen Arbeit von Schimkewitsch 1906 und der anatomischen Untersuchungen von Hausen 1893 erschlossen.

13) Ich verweise bei dieser Beschreibung auf das wohlbekannte Schema von MacLeod, welches allerdings in manchen Details einer Korrektur bedarf, doch nicht so viel, wie es Börner 1904 annimmt. Speziell die Lungenblätter (Septen) liegen in der Tat, wie es MacLeod dargestellt hat, horizontal, im Gegensatz zu Börner's Behauptung (s. Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 und Haller, 1911). Jedenfalls, für die erste Orientierung kann dieses Schema einstweilen genügen und wir werden später sehen, worin es mit den embryonalen Tatsachen im Widerspruch steht.

Die Lungenhöhle ist kein abgeschlossener Sack. An der vorderen, d. h. dem Kopfende näher gelegenen Wand der Lungenhöhle befinden sich spaltförmige Öffnungen, welche diese vordere Wand gitter- oder rostartig durchbrechen (auf der Fig. 1 ist diese durchlöcherte Wand durch die Gesamtheit der mit *bl* bezeichneten Stellen wiedergegeben. Diese Wand ist, wie wir später sehen werden, nichts anderes als die hintere Fläche der betreffenden abdominalen Extremität, deren vordere und zum Teil seitliche Flächen nunmehr als Operculum (Fig. 1, *ch*) funktionieren.

Diese wie bei einem Ofenrost parallel gestellten Spalten der Vorderwand sind meistens mehr oder weniger horizontal (MacLeod, 1884, Purcell, 1909, Haller, 1911) seltener vertikal (Börner, 1904). Sie führen (Fig. 1, lk_1) in die inneren Luftkammern (Purcell nennt sie auch „Säckchen", „Saccules") der Lunge (Fig. 1, *lk*), d. h. in äußerst flachgedrückte Säckchen von meist dreieckiger Gestalt, welche kopfwärts blind endigen.

Diese inneren Luftkammern liegen bei horizontal gestellten Spalten (wie in der Fig. 1) übereinander, doch nicht exakt, weil (wenigstens in einigen Fällen) jeweils die obere etwas mehr nach außen über die untere hervorragt. Sie werden voneinander durch Septen getrennt (auch Lungenblätter, Lamellen etc. genannt, Fig. 1, *bl*), welche ebenfalls hohl sind und mit den vorne liegenden Körperhöhlen in freier Kommunikation stehen und deshalb wie diese mit Blut gefüllt sind; nach hinten aber, gegen die Lungenhöhle, sind diese Septen abgeschlossen, d. h. sie verhalten sich gerade umgekehrt wie die „Säckchen". Die inneren Lufträume und die Septen haben also dieselbe Form von plattgedrückten Säcken und alternieren miteinander; der Unterschied zwischen ihnen ist der, dass die inneren Lufträume in die Lungenhöhle hinten sich öffnen (bei lk_1) und die Septen in die Leibeshöhle vorne (Pfeil auf der linken Seite der Fig. 1); die ersten werden von der Lungenhöhle aus mit Luft, die letzteren von der Leibeshöhle aus mit Blut gefüllt. Die atmosphärische Luft tritt durch das Stigma in die Lungenhöhle; von da aus verteilt sie sich zwischen den plattgedrückten inneren Lufträumen (lk_1, *lk*) und durch die dünnen Wände der Septen gibt die Luft schließlich ihren Sauerstoff an das Blut ab, welches in den Septen sich befindet.

Der Hohlraum der Septen unterscheidet sich von dem Hohlraum der inneren Luftkammern auch noch dadurch, dass er stellenweise durch vertikale Zellsäulen unterbrochen ist, die beide Wände jedes Septums von Strecke zu Strecke miteinander verbinden (*V*, Fig. 1). Außerdem ist er unmittelbar durch die Hypodermis begrenzt, der Hohlraum der inneren Luftkammern dagegen durch die Chitindecke dieser Hypodermis. Diese Chitindecke ist auf der ventralen und dorsalen Fläche jeder Luftkammer verschieden beschaffen

(*do* und *ce*, Fig. 1) und trägt auf der ventralen Fläche (d. h. der dorsalen Fläche jedes Septums) sehr komplizierte Auswüchse. Auch ist der Hohlraum der Septen größer (nach Berteaux 3—4mal) als ein solcher der „Säckchen".

Man könnte den Bau der Lunge noch anders beschreiben, so wie es MacLeod 1884 im Anschluss an seine Theorie getan hat. Er hat den Hohlraum der Lungenhöhle und die inneren Luftkammern als einen in morphogenetischer Hinsicht einheitlichen Hohlraum angesehen (*Lh* und alle mit *lk* bezeichneten Räume). In diesen Hohlraum ragen nun die Lungenblätter (Septen) hinein, die an der vorderen Wand (also bei *x*, Fig. 1) dieses im weiteren Sinne gefassten Hohlraumes befestigt sind. Und diese vordere Wand der Lungenhöhle wäre in Wirklichkeit die hintere Fläche der Extremität. Die Lungenblätter sind aber nicht nur vorne, sondern auch mit ihren Seitenrändern in diesem Hohlraum befestigt, so dass der einheitliche Raum durch solche Lungenblätter in übereinander gestellte flache Luftkammern geteilt erscheint, trotzdem er morphologisch als einheitlich anzusehen ist. Nur die hinteren Enden der Lungenblätter sind frei und die Gesamtheit dieser übereinander liegenden Enden (*bl*, Fig. 1) stellt eben das, was wir vorher die vordere gitterartig durchbrochene Wand der Lungenhöhle im engeren Sinne und zugleich als hintere Fläche der Extremität nannten.

Welche von diesen Auffassungen mehr den embryologischen Tatsachen entspricht, das werden wir erst nach der genaueren Besprechung der embryologischen Arbeit von Purcell und der theoretischen Vorstellungen von Kingsley beurteilen können.

Aber man sieht schon aus dieser Beschreibung, ganz gleich in welcher Form diese gehalten ist, dass die Lungen doch sehr an die Kiemen von *Limulus* erinnern, besonders wenn wir bedenken, dass die Lungenhöhle hinter der abdominalen Extremität entsteht, dass ihre vordere Wand als die Hinterfläche der eingesunkenen Extremität schon öfters von Embryologen angesehen wurde (Kishinouye, 1891, 1892, Simmons, 1894, Laurie, 1894, Brauer, 1895, Purcell, 1895 und 1909) und dass das Operculum der Lunge auf diese Weise einen Teil dieser Extremität darstellt (Morin, 1887, 1888. Kishinouye, 1891, Purcell, 1895 und 1909).

Die Ähnlichkeit springt sofort in die Augen, wenn wir die Abbildungen von embryonalen *Limulus*-Beinen (Fig. 2) mit den noch nicht ganz entwickelten Lungen der Spinnen (Fig. 3), oder die Beine des erwachsenen *Limulus* (Fig. 4), mit der fertigen Lunge der Spinne (Fig. 5) vergleichen.

Den Verteidigern der Ansicht, dass die Merostomenkiemen und Arachnoideenlungen homologe Bildungen seien, fiel besonders die bemerkenswerte Ähnlichkeit in den histologischen Details auf, welche die Kiemen- und Lungenblätter (Septen) auszeichnen (so besonders

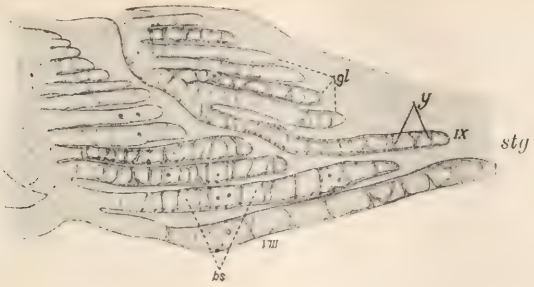


Fig. 2.

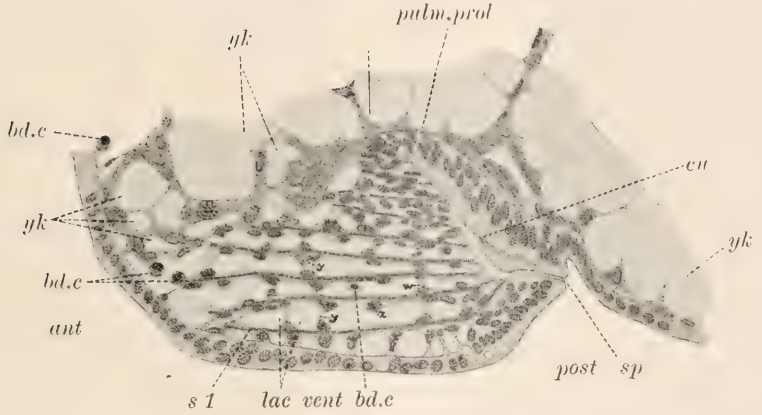


Fig. 3.

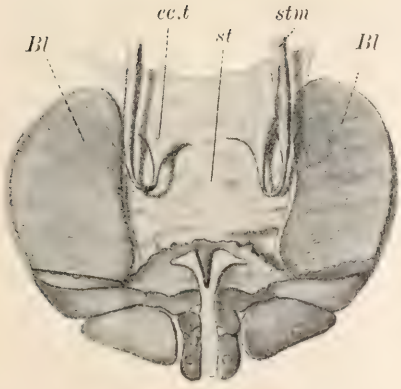


Fig. 4.

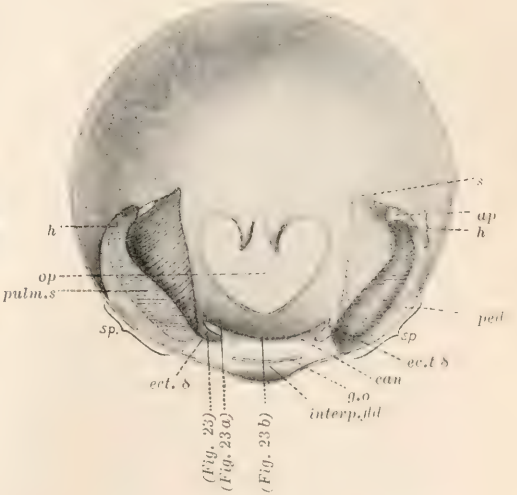


Fig. 5.

Lankester, 1881 und 1885, MacLeod, 1884). Die Kiemenblätter bei *Limulus* sind etwa in der Zahl von 150 vorhanden und auch die Lungenblätter beim Skorpion ungefähr in derselben Zahl (Lankester). Hier wie dort sind es flachgedrückte, dünnwandige Säcke, die wie Blätter eines Buches angeordnet sind, hier und dort zirkuliert in diesen Gebilden das Blut zum Zwecke des Gasaustausches. Was aber besonders in die Augen springt, ist die Tatsache, dass sowohl bei Arachnoideen als bei *Limulus* die Wände eines solchen Kiemen- resp. Lungenblattes (Septums) von Strecke zu Strecke durch pilasterähnliche, vertikal den Hohlraum durchsetzende Zellsäulen verbunden sind (Fig. 2 und 3, *y*).

Feinere Struktur der Zellsäulen (Trabekel, Pfeiler) der Kiemenblätter von *Limulus* und der Lungenblätter der Arachnoideen ist, nach den neueren Untersuchungen zu schließen, in beiden Gruppen von prinzipieller Übereinstimmung.

Die Struktur der Zellsäulen der Arachnoideen ist am besten aus ihrer Entstehungsweise zu verstehen (s. z. B. Purcell, 1909, p. 29, 30). Die beiden Epithellager jedes embryonalen Lungenblattes berühren sich in früheren Entwickelungsstadien miteinander, so dass zwischen ihnen noch kein Blutraum vorhanden ist (Fig. 13 dieser Schrift). Später erscheinen zwischen beiden Lamellen Blutlakunen, wobei aber die dorsale und ventrale Wand jedes Kiemenblattes an einzelnen Stellen miteinander in Berührung bleiben, indem gewöhnlich eine Zelle der ventralen Epithelwand mit einer oder zwei Zellen der dorsalen zu einer Protoplasmasäule verschmelzen. So entstehen die Zellsäulen (Fig. 3, *y*). Locy, 1886, Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 beschreiben diesen Vorgang, jeder in bezug auf Details in etwas verschiedener Weise.

MacLeod, 1884 (p. 22) hat geglaubt, in den Zellsäulen eine quere Scheidewand gefunden zu haben; diese würde noch die Stelle bezeichnen, an welcher die Zellen beider Epithellager zusammen verschmolzen waren. Dasselbe hat auch Lankester bei *Androctonus* gefunden (1885. Notes on certain points in the anatomy and generic characters of Scorpions. Trans. zool. Soc. of London, vol. XI, part. X. — teste Berteaux, 1889). Doch haben weder Berteaux 1899, noch Purcell 1909 und Kautzsch 1910 solche Scheidewände gesehen. (Andererseits aber ist eine solche Scheidewand in den Zellsäulen von *Gammarus* von Berteaux 1889 und Bernecker 1909 nachgewiesen. Die Ähnlichkeit der Zellsäulen des letzteren mit denen der Arachnoideen wäre um so größer, als diese Gebilde von *Gammarus* ebenfalls aus Verschmelzung von drei Zellen hervorgehen; Bernecker bildet hier drei Kerne ab, zwei der einen Epithelwand zugehörig und einen der anderen, genau wie bei den Arachnoideen.)

MacLeod, 1884, (p. 22) beschreibt in den Zellsäulen noch einen Bündel von stark lichtbrechenden Fibrillen — nach ihm Muskelfibrillen —, welche aber von Berteaux und Purcell in Abrede gestellt werden.

Die Zellsäulen sind nach Berteaux, 1889 (p. 270) von einer Membran umhüllt, welche sich als Basalmembran auf die innere Fläche jeder Epithelwand fortsetzt, ganz ähnlich wie es Bernecker für Krebse und *Limulus* angibt.

Die Zellsäulen des *Limulus* sind zunächst denen einiger Krebse ganz ähnlich (Bernecker, 1909). Sie bestehen hauptsächlich aus einem Fibrillenbündel und einer wohl protoplasmatischen Grundmasse, in welcher diese Fibrillen liegen (obwohl Bernecker von solcher nichts sagt, bei Beschreibung einiger Krebskiemen sogar eher von einer Bindesubstanz der Zellsäulen spricht). Das Fibrillenbündel ist von einer Membran, welche zugleich als Basalmembran des Kiemenepithels erscheint, eingehüllt und durchsetzt senkrecht den Blutraum von einer Kiemenwand zur anderen.

Der Fibrillenbündel nimmt seinen Anfang aus den Zellen der Epithelwand des Kiemenblattes. (Die Fibrillen bei verschiedenen Krebsen sind verschieden stark

entwickelt, bei einigen so stark wie bei *Limulus*, bei anderen treten sie nur in jedes der beiden Enden des Pfeilers, ohne ihn der ganzen Länge nach zu durchsetzen. Bei letzteren Formen ist es besonders klar, dass die Fibrillen aus den ektodermalen Zellen der Kiemenwand herstammen.) Daraus ergibt sich, dass die ganze Zellsäule (jedenfalls aber ihr Hauptteil) ein Produkt der Epithelzellen ist, welche die Wand des Kiemenblattes bilden und zwar derjenigen Zellen, deren Kerne den Enden des Fibrillenbündels anliegen. (Wohl nehmen beide Epithelwände des Kiemenblattes an der Bildung des Bündels, resp. der ganzen Zellsäule Anteil, wie es bei den Arachnoideen entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen ist und wie es bei *Gammarus* noch deutlich durch die quere Scheidewand dokumentiert wird.)

Die Zellsäulen des *Limulus* sind demnach ebenso ektodermaler Herkunft, wie die der Arachnoideen. Diese Tatsache ist insofern wichtig, als Kingsley vermutet hat, dass sie bindegewebiger Natur seien. Also in bezug auf ihre Entstehung aus den ektodermalen Zellen der Kiemenblattwand, in bezug auf ihre Lage, ihre Kerne, ihre Membran sind die Zellsäulen der Arachnoideen und die der Merostomen (aber auch die der Crustaceen) gleiche Gebilde.

Doch haben diese Gebilde bei *Limulus* Fibrillen, bei den Arachnoideen hat wohl MacLeod solche gesehen, aber keiner mehr von den späteren Forschern. Ich möchte aber bezweifeln, dass sie den Arachnoideenzellsäulen abgehen. Aus der Arbeit von Bernecker (1909) können wir ersehen, dass die Fibrillen bei den Krebsen und *Limulus* nur mit Hilfe von Eisenhämatoxylin deutlich sichtbar gemacht werden können. Es wäre möglich, dass auch Berteaux, Purcell u. a. die Fibrillen bei den Arachnoideen gefunden hätten, wenn sie sich dieser Färbungsmethode bedient hätten. Das ist mir um so wahrscheinlicher, als auf die Abbildungen von Berteaux, 1889, Taf. I, Fig. 5, 11; Taf. II, Fig. 24 in den Zellsäulen der Arachnoideen sehr deutliche Längsstreifung eingezeichnet ist. Berteaux schreibt diese dem Reticulum des Plasma zu. „Le reticulum y est très apparent, sous la forme de trabecules longitudinales très fortes“ (p. 269, 270). Bernecker beschreibt bei den Krebsen ebenfalls längsausgezogene Wabenreihen, zwischen welchen die Fibrillen liegen. Nun scheint mir aber die Streifung von Berteaux, diese „trabecules très fortes“, doch eher den Fibrillen, als zarten Wabenreihen zu entsprechen[14]). Diese sind von Berteaux möglicherweise deshalb nicht als solche erkannt, weil er nur Gilson'sche Flüssigkeit zum Fixieren und Alaunkarmin zum Färben angewandt hat. (Es wäre möglich, dass sie bei Arachnoideen nur schwach entwickelt sind, wie sie auch bei *Gammarus* z. B. sehr feine Beschaffenheit besitzen.)

Es wäre auch schwer zu verstehen, wie die Zellsäulen der Arachnoideen den mechanischen Anforderungen, welche an sie offenbar beim Anprallen des Blutes in die Lungenblätter gestellt werden, entsprechen könnten, wenn sie nur aus undifferenziertem Zellplasma beständen (MacLeod und Berteaux haben uns gezeigt, wie stark das Lumen an verschiedenen Stellen eines und desselben Lungenblattes variieren kann.) Allerdings wären diese Fibrillen vielleicht eher einer Stützfunktion zuzuschreiben, wie es Bernecker tut, und nicht die Funktion von Muskeln[15]).

Der Schluss, zu welchen wir durch die Betrachtung der Literatur kommen, ist der, dass die Zellsäulen bei *Limulus* und bei den Arachnoideen im Grunde genommen ganz gleiche Gebilde sind. (Es muss aber bemerkt werden, dass ganz ähnliche Zellsäulen, welche zwei Epithellager verbinden und Blutraum durchsetzen, mit Fibrillen im Protoplasma, auch bei anderen Arthropoden, z. B. den Chilopoden, angetroffen werden (Duboscq, 1898, p. 504, 505).

14) Eine Streifung hat offenbar auch Haller, 1911 (p. 20) gesehen.

15) Als Stütze für diese Ansicht von Bernecker, dass es keine kontraktile Fasern sind, könnte man vielleicht weiter den Umstand anführen, dass die Fibrillen bei *Gammarus* nach Bernecker geschlängelten Verlauf zeigen.

Der Hauptunterschied zwischen Lungen und Kiemen ist also nur der, dass die embryonale Extremität der Arachnoideen nicht als solche, sondern nur als Operculum erscheint und dass das ganze Respirationsorgan bei den Arachnoideen ins Körperinnere zu liegen kommt. Dass die Lungenblätter stärker mit Chitin bedeckt sind, ist ohne Zweifel eine Anpassung an die Luftatmung, wobei die Chitinmembran bei diesen Landtieren außerdem sehr komplizierte stachelartige Auswüchse tragen kann.

Diese Ähnlichkeit ist gewiss in hohem Maße überraschend und zwar besonders deshalb, wie ich ausdrücklich betonen möchte, weil beide Organe doch in ganz verschiedenen Medien zu funktionieren haben. Nur wenn zwei Organe aus blutverwandter Anlage entstehen, können sie, wie es mir scheinen will, solche Übereinstimmung im Bau aufweisen; wir können ihre Ähnlichkeit offenbar nicht einfach durch Konvergenz erklären, weil sie für die Funktion in so verschiedenen Medien geschaffen sind.

Diese Ähnlichkeit steht in Übereinstimmung mit der ebenso auffallenden Ähnlichkeit in der übrigen Organisation von *Limulus* und Arachnoideen (wie es in der Einleitung angedeutet ist). Es wird vielleicht gut sein, hier im Zusammenhang mit den Respirationsorganen nochmals darauf hinzuweisen und einige Beispiele, die zu solchen Organen Beziehungen haben, anzuführen; sonst wäre das Bild der Übereinstimmung in den Respirationsorganen nicht vollständig. So liegt bei *Limulus* jederseits ventral ein Blutsinus, von denen aus die Beine mit Blut versorgt werden; und auch bei Arachnoideen sind die Lungen von einem Blutsinus umgeben. An den ventralen Blutsinusen von *Limulus* und von *Scorpio* befestigen sich die sogen. venoperikardialen Muskeln (Lankester, 1885 b), welche sich mit ihrem anderen Ende an das Pericardium ansetzen. Diese Muskeln, welche für die Arachnoideen und Merostomen und, wie es scheint, nur für diese (Lankester, 1904) charakteristisch sind, unterstützen offenbar die Respiration. Die Wege, auf welchen das Blut zu den Atmungsorganen kommt und von ihnen zum Herzen geht, sind hier und dort ganz ähnlich wie überhaupt die ganze Zirkulation, der Bau des Herzens, der Verlauf der Arterien, die Beziehungen des Blutgefäßsystems zum Nervensystem; auch die Beschaffenheit des Blutes mit seinem reichen Gehalt an Hämocyanin (Lankester) endlich vervollständigt das Bild der Übereinstimmung, soweit es die Funktion der Atmung betrifft.

Eine Zeitlang konnte es aber scheinen, dass diese Ähnlichkeit im Bau der Lungen und Kiemen dadurch einigermaßen beeinträchtigt wäre, dass die Lungenblätter nicht horizontal liegen, sondern vertikal oder fast vertikal stehen (Börner, 1904) im Gegensatz zu den horizontal befestigten Kiemenlamellen von *Limulus*. Doch selbst Börner (1904), welcher auf diesen Umstand hinwies, schreibt

ihm keine weitere Bedeutung zu, indem er ein eifriger Anhänger der *Limulus*-Theorie bleibt, um so mehr, als auch nach ihm die Lungenblätter an derjenigen Stelle des Lungensackes, wo sie ihre Entstehung nehmen, ursprünglich horizontal liegen[16]). Er hält diese Lage auch für die phylogenetisch ältere und gibt die Möglichkeit zu, dass bei denjenigen Spinnen, welche MacLeod untersuchte und welche ihm für die Aufstellung seiner Schemata dienten, in der Tat horizontale Lungenblätter vorhanden sind. Auch ist es nach Börner möglich, dass *Trithyreus* unter den Pedipalpi diese ursprünglichen Verhältnisse zeitlebens bewahrt.

Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910 (p. 566, 573, 574, 579 und Textfig. y, p. 578) zeigen, dass die ersten in der Ontogenie erscheinenden Falten eine geneigt horizontale Lage haben. Nach Kautzsch „liegen die Falten anfänglich schräg zur Keimstreifhälfte, aber ungefähr horizontal in bezug auf den ganzen Embryo" (p. 573) und das betont er ausdrücklich gegen Janeck's Darstellung (p. 574). Ivanić, 1912, sagt auch (p. 285), dass die Falten eine zum Abdomen parallele Lage einnehmen.

Purcell, 1909, hat außerdem erwachsene Spinnen aus einer großen Anzahl von Familien auf diesen Punkt untersucht, und überall hat er im Gegensatz zu Börner horizontale Septen gefunden. Nur in drei Familien wurden geneigte Septen beobachtet, wobei aber auch hier ihre Lage sich mehr der horizontalen als der vertikalen nähert. Außerdem ist in diesen Familien das Abdomen über dem Operculum aufgetrieben, und eben dadurch ist die geneigte Lage der Septen leicht erklärlich. Da aber diese Auftreibung des Abdomens als sekundäre Erscheinung anzusehen ist, so muss auch damit die geneigte Lage der Septen sekundär entstanden sein. Den Beweis dafür sieht Purcell darin, dass bei den nahe verwandten Formen, welche den normalen Habitus ihres Abdomens beibehielten, auch die Septen horizontal liegen.

Weiter ist zu beachten, dass nach Laurie, 1892 (p. 102) bei den Embryonen von *Scorpio* (im älteren Stadium) die Septen horizontal liegen, beim ganz erwachsenen aber vertikal[16a]).

In der Arbeit von 1894 (Journ. of Linn. Society, London, Vol. 25, 1894, p. 28) beschreibt er bei *Telyphonus* horizontale Septen ("the lamellae lie for the most part horizontally, though curving up a little towards the outside").

16) Merkwürdigerweise aber selbst bei der Beschreibung der Lungenblätter von erwachsenen Tieren spricht Börner immer von dorsaler und ventraler Fläche dieser Blätter, aber nicht von lateraler und medianer, wie man sagen müsste, wenn diese ausgesprochen vertikal stünden.

16a) Seitdem diese Zeilen des Manuskripts geschrieben waren, konnte ich durch eigene Untersuchung mich überzeugen, dass bei einem Skorpion die Lungenblätter vollkommen horizontal liegen.

Endlich gibt Haller 1911 bei den dipneumonen Spinnen ebenfalls horizontale Lage der Septen (p. 10, 11, 12) an.

Aus den embryologischen Arbeiten von Purcell, 1909, Kautzsch, 1910 und vielleicht besonders klar aus der Arbeit von Wallstabe, 1908, sieht man, wie vielfach die abdominalen Extremitäten ihre Lage während der Ontogenese im Zusammenhang mit der sogen. Umrollung ändern. Es wäre schließlich kein Wunder, und gewiss von keiner morphologischen Bedeutung, wenn die Lungenblätter ihre ursprüngliche horizontale Lage in noch viel höherem Maße aufgegeben hätten als es laut der zitierten Angaben in Wirklichkeit stattgefunden hat.

3. Theoretische Versuche, die Umwandlung der Kiemen in die Lungen zu erklären.

Nachdem wir den Bau der Lungen kennen gelernt haben, können wir, um den historischen Überblick zu beendigen, nun auch die älteren Theorien besprechen, welche die Umwandlung der Kiemen in die Lungen erklären wollten. Ich möchte hier hauptsächlich die Aufmerksamkeit auf die Theorie von MacLeod 1884 lenken, weil durch Kenntnis derselben die Würdigung der einzelnen Details in der Lungenentwickelung und der Theorie von Kingsley erleichtert wird. Die anderen Theorien haben mehr historisches Interesse, sie können deshalb vom Leser auch übergangen werden.

Zum Verständnis der Theorie von MacLeod 1884 muss noch eine ergänzende Beschreibung der Lungen vorausgeschickt werden. Zwischen beiden Lungen eines Lungenpaares erstreckt sich nämlich bei den meisten Spinnen und Pedipalpen eine querverlaufende Falte oder Rinne. Beide Ränder dieser Querfalte, der vordere und der hintere, berühren einander, greifen sogar durch krausenartige Unebenheiten ihrer Fläche ineinander ein. Nur in der Tiefe der Rinne bleiben sie voneinander entfernt, wodurch hier ein nach oben abgeschlossener Kanal entsteht (*can*, Fig. 5), welcher die beiderseitigen Stigmen und die beiderseitigen Lungenhöhlen miteinander verbindet. MacLeod hat sich nun die Umbildung der Lungen mit allen erwähnten Eigentümlichkeiten ihres Baues aus den kiementragenden Beinen von Merostomen auf folgende Weise vorgestellt. Die abdominalen Beine von *Limulus*, welche zahlreiche, wie Blätter eines Buches angeordnete Kiemenblätter auf ihrer Hinterseite tragen, sind in jedem Paar miteinander verwachsen. Dadurch entsteht in jedem Segment eine einzige Beinplatte, welche nur in ihrem hinteren Abschnitt noch geteilt erscheint. Diese Platte ist aber auch mit der ventralen Körperfläche des Abdomens verwachsen und zwar längs ihrer Mittellinie (d. h. längs der Verwachsungsnaht des linken und des rechten Beines), so etwa, wie die Zunge in der Mundhöhle angewachsen ist. Die Verwachsungsnaht erstreckt sich aber nicht auf die

ganze Länge der Beinplatte, ihr distaler Teil bleibt frei. Unter jedem Bein, da, wo die Kiemenlamellen an den Körper beim Anschmiegen der Beine angedrückt werden, ist die Körperwand etwas ausgehöhlt, um eben diesen Kiemenlamellen Platz zu geben. Nun glaubt MacLeod, dass wir nur die Möglichkeit folgender kleiner Veränderungen zuzugeben brauchen, um aus den Kiemenbeinen die Lungen zu bekommen. Man muss zuerst annehmen, dass die Verwachsung der Beinplatte mit der ventralen Körperfläche sich fast auf die ganze Länge der Beinplatte erstreckt, so dass beide darunter liegenden Aushöhlungen auf der größeren Strecke voneinander getrennt sind. Nur ganz am hinteren Ende, wo die Verwachsung ausblieb, kommunizieren die beiden Aushöhlungen, welche die Kiemenblätter beherbergen, miteinander; und das ist jene Kommunikation, welche auch bei den heutigen Arachnoideen noch als Kommunikationskanal in der Querfalte erhalten ist, wie er oben beschrieben wurde. Weiter verwuchsen die Beine auch längs ihrer äußeren lateralen Ränder mit dem Körper, so dass nur der hintere Rand derselben auf eine kurze Strecke frei blieb. Auf diese Weise entstanden unter den angewachsenen Beinen zwei bis auf die Stigmen abgeschlossene respiratorische Höhlen, welche die respiratorischen Lamellen der Beine beherbergen und durch einen Kommunikationskanal miteinander verbunden sind. — d. h. ganz ähnliche Organe wie die Arachnoideenlungen. Das Bein, welches in dieser Weise an das Abdomen angedrückt und angewachsen ist, hebt sich nicht mehr von dem Körper ab und stellt eine einfache Fortsetzung der ventralen Fläche dar. So konnte nach MacLeod durch kleine Veränderungen, nur durch einfache Verwachsungen, die Kieme zur Lunge werden. Die Kiemenblätter wurden einfach zu den Lungenblättern (Septen). Die zarten, lamellenartigen Beine hatten beim Verlassen des Wassers keine genügende Stütze mehr, und dies ist der Grund, warum sie die Verwachsung ihrer Ränder mit dem Körper eingehen mussten[17]).

Wir werden weiter unten sehen, inwieweit die Theorie von MacLeod durch die Embryologie unterstützt wird und vor allem, ob uns embryologische Tatsachen, wie sie die neueren Arbeiten bekannt gemacht haben, die Annahme erlauben, dass die Kiemenblätter ohne weiteres zu Lungenblättern (Septen) werden konnten.

17) Die Verwachsung des Beines mit dem Körper ging so weit, dass nur eine kleine Strecke hinten, die Stigmenöffnung, unverwachsen blieb. Es sei nach MacLeod aus dem Grunde geschehen, weil die Ventilation durch eine kleine Öffnung besser stattfinden konnte. Das ist aber unverständlich; eher könnte man schon zugeben, dass die kleine Öffnung deshalb vorteilhaft war, weil sie umgekehrt das rasche Verdunsten des mitgenommenen Wassers verhinderte. Die Erhaltung dieses mitgenommenen Feuchtigkeitsvorrates war aber deshalb unentbehrlich, weil die Respirationsorgane in der Übergangsperiode, in der sie noch als Kiemen funktionierten und nicht ganz dem Landleben angepasst waren, auf zeitweiligen Landexkursionen nicht austrocknen durften.

Wir wenden uns jetzt den anderen Theorien zu, welche nur mehr historisches Interesse beanspruchen. Da ist zunächst die ältere Theorie von Milne-Edwards, 1873 zu nennen, die offenbar nicht ohne Einfluss auf MacLeod blieb. Da Milne-Edwards seine Theorie in sehr kurzer Form kleidete, so wird es besser sein, sie mit seinen eigenen Worten wiederzugeben.

Er sagt auf S. 56:

mais il y a une grande ressemblance entre les cinq paires des fausses pattes branchiales des Limules et les quatre paires de poches pulmonaires des Scorpions; il y aurait meme presque identité, si, chez les Limules, des appendices, au lieu d'être libres par leurs bords latéraux aussi bien qu'en dessous, contractaient avec les parties voisines du test des adhérences, de façon à ne laisser d'ouverture que sous leur bord inférieur, et si les feuillets branchiaux de ces animaux, au lieu d'être imperforés, se creusaient d'une cavité accessible à l'air, a peu près de la meme manière que les fausses pattes branchiales des Tylos et des Porcellions se creusent de poches pulmonaires. Si la forme organique réalisée par les Limules, au lieu d'être appropriée à la vie aquatique, s'adoptait a la respiration aérienne d'une manière analogue à ce que nous savons exister chez certains réprésentants terrestres de type dont dérivent les Crustacés isopodes à respiration aquatique, il n'y, aurait donc, sous ce rapport, aucune différence importante entre ces deux sortes d'animaux articulés.

Lankester (1881a) stellte sich die Umwandlung der Kiemen in folgender Weise vor. Bei *Limulus* befindet sich hinter jedem abdominalen Beinpaar eine trichterförmige, ektodermale Einsenkung (Fig. 4, *ec.t* dieser Schrift), welche, wie das übrige Ektoderm, mit Chitin ausgekleidet ist und an welche sich von innen her die Muskeln ansetzen (Fig. 4, *st.m*): es sind die sogen. Apodeme (Tendons, Entapphysen). Lankester glaubt, dass beim Übergange zum Landleben die Muskeln, welche an diese Apodeme sich ansetzen und welche zur Bewegung der abdominalen Beine dienen (Fig. 4, *st.m*), atrophieren, die Einsenkungen aber selbst (Apodeme) immer tiefer und breiter wurden[18]). Schließlich wurden die Beine, indem die Apodeme mehr und mehr sich ausdehnten, in die letzteren einbezogen; die Ränder dieser Einsenkungen verwachsen über den eingeschlossenen Extremitäten bis auf eine kleine Öffnung. Die Kiemenblätter wurden zu den Lungenblättern.

Bis zu diesem Punkte konnte die Theorie, wenigstens zur Zeit ihrer Entstehung, einigermaßen plausibel erscheinen. Wir werden sehen, dass sich in der Tat während der Embryogenese hinter dem Beine eine Einsenkung findet, in welche schließlich die hintere Fläche des Beines mit seinen Lungenblättern zu liegen kommt. Doch kann diese Tatsache nicht als Stütze für die Theorie verwendet werden, erstens weil diese Einsenkung mit den Apodemen, welche auch bei den Arachnoideen existieren, nicht identisch ist und zweitens, weil das Bein von der Einsenkung nicht völlig umschlossen wird, sondern ein Teil seiner Fläche, vorzugsweise seine vordere Fläche, außerhalb des Lungensackes bleibt und als Operculum die Lungenhöhle von außen zudeckt. Außerdem berechtigen uns, wie wir später sehen werden, unsere jetzigen embryologischen Kenntnisse nicht zu der Annahme, dass die Kiemenblätter von *Limulus* einfach ohne weiteres zu den Lungenblättern wurden.

Wenn dieser Teil der Theorie seinerzeit noch plausibel erscheinen konnte, so ist die weitere Ausführung derselben als sehr wenig gelungen zu bezeichnen. Das auf die oben ausgeführte Weise entstandene Stigma schließt sich nach Lankester wieder und zwar vollständig zu. Der nunmehr vollkommen geschlossene Raum, in welchem das Bein mit seinen Kiemenblättern zu liegen kommt, wird jetzt nicht mehr mit Luft, sondern mit Blut gefüllt. Dann bildet sich aber eine neue Öffnung (in der Region, wo einst das Zusammenschließen der Einsenkungsöffnung stattgefunden hat), welche in das Innere des eingeschlossenen Beines führt. Auf diese

18) Es ist bei ihm nicht sehr klar, welche Ursachen diese Ausdehnung und Vertiefung der Apodeme bewirkt haben mögen

Weise dringt jetzt Luft dorthin (d. h. in das Bein und seine Kiemenblätter), wo früher Blut war, und umgekehrt, die abgeschlossene Höhle der primitiven Einsenkung, welche ursprünglich Luft enthielt, ist jetzt zu einer Blutlakune geworden. Er glaubt, dass diese vorgestellte phylogenetische Entwickelung auch in der Ontogenie wiederholt werden muss, und dass während der Entwickelung zuerst eine primäre Stigmenöffnung sich bildet, diese dann sich zuschließt, um wieder dem definitiven Stigma Platz zu machen.

Im Jahre 1885 hat Lankester eine ganz andere Theorie aufgestellt (1885a, 1885b). Dieser Theorie liegen, wie gleich bemerkt werden mag, zwei falsche Vorstellungen zugrunde. Einmal glaubt Lankester irrtümlicherweise, dass die Lungen der Skorpione anders gebaut seien als die Lungen der übrigen Arachnoideen; bei ihnen sollen nämlich die Lungenblätter im Grunde der Lungenhöhle auf einer Achse sitzen, die bei *Limulus* morphologisch der Beinachse, beim *Scorpio* der Achse des Pekten entsprechen soll. Wegen dieses Umstandes hielt er die Skorpionenlunge für besonders primitiv. Deshalb verwirft er die Hypothese von MacLeod, welche ihm zwar geistreich aber gerade für die so primitiven Arachnoideen wie die Skorpione nicht anwendbar erscheint. Diese vermeintliche Achse erwies sich jedoch später als ein Teil der Lungenhöhle, und nur mangelhafter Konservierungszustand der Präparate konnte in diesem Gebilde eine Stützachse vortäuschen (Lankester, 1904).

Der zweite Irrtum Lankester's liegt in der Vorstellung, dass beim *Scorpio* zu keiner Zeit seiner Entwickelung abdominale, frei vom Körper abstehende Extremitäten zu finden seien. Die Anschauung war schon zur Zeit ihrer Entstehung unberechtigt, weil Metschnikoff bereits im Jahre 1870 (1871) diese frei abstehenden abdominale Extremitäten beschrieben und abgebildet hatte.

Lankester stellte sich nun vor, dass die abdominalen Extremitäten bei den Ahnen der heutigen Skorpionen mehr und mehr rudimentär wurden; sie dienten außerdem nicht mehr der Lokomotion, sondern lediglich der Respiration und zwar der Atmung in atmosphärischer Luft. Nun kommt es oft vor, dass Organe, die beim erwachsenen Tier nach außen entwickelte Flächen aufweisen, beim Embryo in eingestülptem Zustande angelegt werden (z. B. der Scolex von *Taenia*). So konnte es nach Lankester auch mit den abdominalen Beinen geschehen sein. Von nun an entwickelten sie sich nur in eingestülptem Zustande und blieben schließlich, da sie rudimentär waren und nicht zur Lokomotion dienten, in diesem Zustande für immer. Ein äußerer Anlass dazu mag in dem Drucke, welcher auf das Ei seitens der ovarialen Tunica ausgeübt wird, erblickt werden. Aber auch die Kiemenblätter stülpten sich um, so dass das ganze Organ umgekrempelt wurde, wie man es mit einem Handschuh und seinen Fingern machen kann. Dabei kam die Extremität in das Körperinnere zu liegen und zwar in die jederseits ventral sich befindende Blutlakune. Dadurch waren nun sehr günstige Verhältnisse für die Respiration geschaffen: die Luft füllt jetzt den Hohlraum aus, welcher von der äußeren Fläche der Extremität und ihren Kiemenblättern (infolge der Umkrempelung dieser Organe) begrenzt wird. Dieser Hohlraum ist das, was wir bei den heutigen Arachnoideen Lungenhöhle und Luftkammern nennen. Durch die Wand der Extremität und der Kiemenblätter findet der Gasaustausch zwischen atmosphärischer Luft und dem Blut der Lakune statt, außerdem musste diese verborgene Lage im Innern des Körpers für die rudimentären, nur respiratorisch tätigen Anhänge auch in anderen Beziehungen sehr günstig sein.

Heutzutage ist aber bekannt, dass die Skorpionenlunge keine „Achse" hat, so wenig wie bei anderen Arachnoideen, und dass die abdominalen Extremitäten beim Embryo frei abstehen und keinesfalls in eingestülptem Zustande angelegt werden[19]).

Diese Theorien haben Lankester selbst nicht lange befriedigt und er hat sich schließlich (1904) zu der von Kingsley bekannt.

19) Über die weitere Kritik, welche diese Theorie von Laurie 1892, Kishinouye 1892 und Schimkewitsch 1906 gefunden hat, siehe weiter unten.

Laurie (1890, p. 136) glaubt, dass die Lungen ohne Zweifel Extremitäten seien, ähnlich den abdominalen Beinen von *Limulus*. In bezug auf die Art wie die letzteren zu den Lungen sich umgestalteten, erscheinen ihm zunächst zwei Theorien plausibel: die Theorie von MacLeod und die Theorie von Lankester, 1885. Er neigt sich aber schließlich der letzteren zu und zwar aus folgenden zwei Gründen. Erstens, wenn die Theorie von MacLeod richtig sein sollte, so müsste man nach Laurie beim Embryo am Abdomen zunächst frei abstehende Anhänge finden, die sich erst allmählich in den Körper einsenken. Das ist aber nach ihm nicht der Fall. Es erscheint hier von Anfang an eine Einsenkung, in welcher erst später die Lungenblätter sich ausbilden. — Gegenüber diesem Einwand muss man bemerken, dass solche Anhänge mit ihren Falten mit besonderer Genauigkeit jetzt beschrieben sind, aber auch vor dem Erscheinen von Laurie's Arbeit bekannt waren (Metschnikoff, 1871 u. a.). Man muss sich nur wundern, warum Laurie (ebenso wie vor ihm Lankester) die betreffenden Angaben nicht berücksichtigt hat, um so mehr, da auch seine eigenen Figuren mit ziemlicher Deutlichkeit darauf hinweisen[20]).

Zweitens, gegen die Theorie von MacLeod soll nach Laurie auch der Umstand sprechen, dass die Lungenhöhle mit ihren Kammern — also ein Komplex, welcher nach ihm in seiner Gesamtheit dem *Limulus*-Bein homolog ist — nach vorne, gegen das Kopfende gerichtet ist. Das würde nur erklärlich sein, wenn wir annehmen, dass ein *Limulus*-Bein, welches sonst nach hinten gerichtet ist, sich ins Körperinnere einstülpt. Dann würde durch die äußere, nunmehr nach innen eingestülpte Beinfläche eine Höhle entstehen, die nach vorn gerichtet ist; also so, wie es in der Wirklichkeit bei den Arachnoideen der Fall ist. — Gegenüber diesem Einwand muss man bemerken, dass die Hinterwand der Lungenhöhle im Gegensatz zu der Auffassung von Lankester und Laurie nicht von der embryonalen Extremität geliefert wird. Wenn Laurie Metschnikoff's Angaben über die abstehenden Extremitäten des Embryo und die Angaben von Morin, 1887, 1888 und Kishinouye, 1891 über die morphologische Bedeutung des Operculums bekannt gewesen wären (resp. hätten bekannt sein können), so würde er sich demnach der Hypothese von MacLeod anschließen müssen.

Und das hat er auch in der Arbeit von 1892 getan. In dieser verwirft Laurie die Umkrempelungshypothese von Lankester, 1885. Er betont hier mit Recht, dass, falls eine solche Umkrempelung stattgefunden hätte, die Lungenblätter an der hinteren Wand der Lungenhöhle angesetzt sein müssten. Denn die Kiemenblätter entspringen bei *Limulus* an der hinteren Beinfläche, und diese würde natürlicherweise auch bei der umgestülpten Extremität die hintere bleiben. In Wirklichkeit jedoch sind die Lungenblätter der Arachnoideen an der vorderen, dem Kopfende näher gelegenen Wand der Lungenhöhle befestigt[21]).

Laurie nimmt aus allen diesen Gründen die Hypothese von MacLeod im großen und ganzen an. Nur spielen in der Hypothese des letzteren die Querfalte zwischen den beiden Lungen und der in ihr liegende Kommunikationskanal eine gewisse Rolle. Da diese Verbindung zwischen den beiderseitigen Lungen bei den primitivsten Arachnoideen, den Skorpionen, jedoch nicht vorkommt, so glaubt Laurie aus diesem Umstand schließen zu dürfen, dass es kein primitives Merkmal der Arachnoideen sei. Infolgedessen leitet er die Lungen nicht aus den miteinander verwachsenen Beinen von *Limulus* ab — wie es MacLeod gerade auf Grund der

20) In der Arbeit von 1894 hat er bei Pedipalpi diese abstehenden Extremitäten mit den darauf sitzenden Lungenfalten deutlich gesehen und abgebildet (Fig. 5, Taf. 22).

21) Ebenso klar hat diese Möglichkeit später Schimkewitsch 1906 widerlegt und zwar durch Schemata, welche denen von Laurie vollkommen entsprechen, ohne, wie es scheint, von Laurie's Arbeit Kenntnis gehabt zu haben.

Existenz einer solchen Verbindung zwischen den Lungen tut — sondern aus den in jedem Paar vollständig voneinander getrennten Beinen anderer Merostomen; unter diesen soll speziell *Slimonia* eine große Übereinstimmung zeigen, besonders was die Lage der Kiemenblätter und der Lungenblätter bei jungen Skorpionen betrifft (s. auch Laurie, 1893).

Kishinouye, 1891 und 1892, führt die Lunge zurück auf das Kiemenbein eines limulusartigen Arthropoden, das ins Körperinnere eingesunken ist. In der Arbeit 1892 führt er Gründe an, welche seiner Ansicht nach die Umstülpungshypothese von Lankester, 1885 widerlegen und welche denen von Laurie ähnlich sind. Wenn diese Hypothese von Lankester richtig wäre, so müssten nach Kishinouye nicht nur die Lungenblätter auf der Hinterwand der Lungenhöhle entstehen, sondern auch die neuen Lungenblätter in dieser Lungenhöhle immer ventralwärts anwachsen; demnach müssten die dorsalsten von ihnen die ältesten sein. In Wirklichkeit ist es bei den Spinnen gerade umgekehrt: die ventralsten sind die ältesten (wie es Simmons 1894 und Purcell 1909 nachträglich bestätigten).

Berteaux, 1889, schließt sich im Prinzip der Hypothese von MacLeod an, aber modifiziert dieselbe in einer einseitigen Weise. Er schenkt der Frage, was aus den abdominalen Extremitäten des Embryo später wird, und der Frage nach den Beziehungen der Lungenhöhle zu den Extremitäten sehr wenig Aufmerksamkeit; er achtet fast ausschließlich auf die Struktur der Kiemen- und Lungenblätter. Dabei entwickelt er bezüglich ihres histologischen Baues eine Auffassung, welche auch schon früher unwahrscheinlich war und jetzt als vollkommen unannehmbar bezeichnet werden muss. Nach ihm stellen nämlich die Blätter der Merostomenkiemen und der Arachnoideenlungen Lamellen dar, welche nur aus einer Epithellage bestehen, einer Epithellage, in welcher die Blutsinuse nachträglich einzelne Zellen auseinander getrieben haben („kavernöses Gewebe").

Diese einschichtige Lamelle scheidet auf ihren beiden Flächen eine Kutikula aus. (Wir lassen hier die Frage außer Betracht, wie nach Berteaux eine solche einschichtige Lamelle, in welcher die Zellen durch Blutsinuse auseinander getrieben sind, im Zusammenhang bleiben kann.) Seidem haben aber Börner 1904, Purcell 1909, Kautzsch 1910 nachgewiesen dass die Lungenblätter keine einschichtigen Lamellen, sondern wirkliche Säcke sind und aus zwei Schichten von Zellen mit dazwischen liegendem Blutraum bestehen und von Anfang ihrer Entwickelung an als zweischichtige Falten erscheinen (s. z. B. Fig. 13).

Solche einschichtigen Lamellen mit einer Andeutung auf Spaltung in zwei Schichten stellen nach Berteaux auch die Kiemen von Crustaceen (*Gammarus pulex*) dar, welche insofern noch primitiver sind, als hier die Blutsinuse innerhalb dieser Epithellage noch wenig entwickelt sind und die Zellen dementsprechend noch wenig ihre normale epitheliale Anordnung verloren haben. Also können die Lungenblätter ebensogut auch mit den Crustaceenkiemen homologisiert werden. Der Unterschied, welcher zwischen den Edriophthalmen einerseits und den Arachnoideen und Merostomen andererseits existiert, wird von ihm folgendermaßen aufgefasst: (p. 297) „L'homologie des lames pulmonaires des arachnides, des limules et des edriophthalmes paraît donc evidente. Ces derniers présentent le cas le plus simple: leurs branchies sont de simples bourgeonnements aplatis, lamellaires et caverneux de l'ectoderme, situés à la base des pattes et saillantes à la surface du corps . . . Chez lez arachnides et les poecilopodes, ce sont encore des appendices de meme nature; mais ils sont réunis en nombre variable à la surface de l'abdomen; de plus, cette surface, à leur base d'implantation, s'est invaginée dans l'intérieur du corps, de telle sorte que les lames se trouvent enfermées dans un sac profond."

III. Entwickelung der Lunge nach den neuesten Angaben und theoretische Vorstellungen, welche sich daran anknüpfen lassen.

Wenn die Anatomie und die Entwickelungsgeschichte in ihren allgemeinen Zügen schon längst auf die nahe Verwandtschaft der Merostomen und der Arachnoideen hingewiesen haben, wenn weiter speziell auch die Atmungsorgane in ihrem Bau und ihrer Entwickelung darauf hindeuteten, wenn ferner die vorher besprochenen Theorien (auch die Theorie von Kingsley, die weiter unten besprochen wird), die Umwandlung der Kiemen in die Lungen in mehr oder weniger glücklicher Weise erklärten und wahrscheinlich machten, wenn endlich die Paläontologie der Ansicht von der Abstammung der Arachnoideen aus merostomenartigen Vorfahren nicht im Wege stand, insofern als nach Pocock die ältesten silurischen Skorpione in der Tat Wasserbewohner waren: so genügten doch alle angeführten Gründe nicht, der *Limulus*-Theorie eine vollkommen feste Basis zu geben, denn es fehlte vor allen Dingen die genaue Kenntnis der Entwickelung der Atmungsorgane der Arachnoideen. Allerdings schon früher waren einzelne wichtige Tatsachen in der Literatur zu finden, wie wir es in der Übersicht gesehen haben. Diese Tatsachen sind aber teils hier, teils dort in der Literatur zerstreut und erscheinen uns nur jetzt als wichtig und richtig; früher wurden sie entweder angezweifelt oder blieben ihrer Bedeutung nach unberücksichtigt. So lange die Entwickelung der Lungen und die der Tracheen nicht vollständig, nicht in allen ihren Stadien, von den allerersten angefangen lückenlos bekannt war, durch Untersuchungen, welche alle Details dieser Entwickelung in zusammenhängender Darstellung uns vorführten, so lange konnte immer ein Zweifel auftauchen, ob die Ontogonie wirklich in vollem Maße die Ansicht stützt, wonach die Lungen phylogenetisch aus den Kiemen hervorgegangen seien. So lange konnten solche Tatsachen wie die Ähnlichkeit der Lungen mit den Tracheen und das Vorkommen bei Arachnoideen von Tracheen, welche den Tracheen anderer „Tracheaten" täuschend ähnlich sehen, immer wieder die *Limulus*-Theorie zweifelhaft machen wie auch umgekehrt, andere Theorien, nach welchen die Lungen nicht aus den Kiemen, sondern aus Tracheen abzuleiten wären, bis zu einem gewissen Grade stützen. Im Zusammenhang damit konnte bis in die allerletzte Zeit behauptet werden, dass die Arachnoideen sich „ungezwungen" den anderen Tracheaten anschließen, nicht aber den Merostomen.

Da der Mangel an solchen Untersuchungen sehr fühlbar wurde, so kann es nicht verwundern, dass fast gleichzeitig vier Arbeiten erschienen sind, die diese Lücke in unseren Kenntnissen auszufüllen bestrebt waren. Zwei von ihnen (Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910) bestätigten die Homologie der Lungen und der Kiemen, und

zwei andere (Janeck, 1909 und Montgomery, 1909) leugneten sie. Die genaue Analyse zeigt aber, dass die zwei ersten Arbeiten viel mehr Vertrauen verdienen als die zwei letzteren, mit ihren negativen Resultaten[22]). Außerdem ist ganz vor kurzem noch eine fünfte Arbeit, die vorläufige Mitteilung von Ivanič, 1912 erschienen, die ebenfalls die Entwickelung der Lungen so darstellt, dass an einer Homologie derselben mit Kiemen kaum zu zweifeln ist und welche die Resultate von Purcell und Kautzsch vollauf bestätigt.

Andererseits hat wieder Haller 1911 eine vergleichend-anatomische Untersuchung veröffentlicht, in welcher er ebenso wie Janeck und Montgomery, die Ableitung der Lungen aus den Kiemen nicht anerkennt und in den Arachnoideen die nächsten Verwandten der „Tracheaten" erblickt. Auch diese Arbeit müssen wir genau prüfen, wenn wir den gegenwärtigen Stand dieser Frage ermitteln wollen.

1. Entwickelung der Lunge bei den Spinnen nach Purcell und die Theorie von Kingsley.

Wenden wir uns zunächst der grundlegenden Arbeit von Purcell, 1909, zu.

A. Anlage der abdominalen Extremitäten und der Lunge, Bildung des Spiraculums und das Einsinken des Beines.

Nach dieser entwickeln sich die Lungen folgendermaßen. Auf einem gewissen Stadium besitzt der Embryo acht abdominale Segmente, jedes mit entsprechendem Cölomsack (Fig. 6). Von diesen

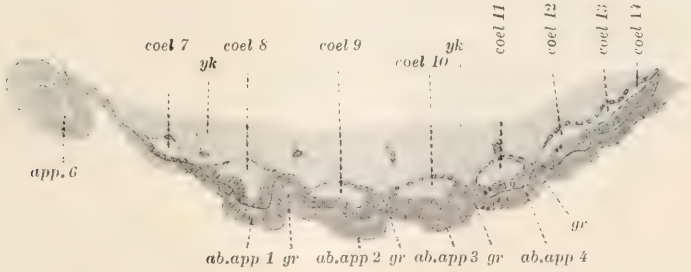


Fig. 6.

Segmenten hat das erste abdominale (oder das 7. postorale Körpersegment) keinen Extremitätenanhang, wohl aber besitzen einen solchen die vier nächsten Segmente (*ab.app 1—4*, Fig. 6), d. h. das 8.—11. postorale. Auf späteren Stadien werden die Anhänge viel größer (Fig. 9 u. 10). Die Segmente werden voneinander durch Querfurchen getrennt (*gr*, Fig. 6).

22) Und zwar sowohl in bezug auf die Vollständigkeit, als auch auf die genaue Orientierung der Schnittserien wie auch hinsichtlich der Klarheit der Beschreibung und der Abbildungen.

Im Bereiche des medianen Teiles dieser Querfurchen (ungefähr die Stelle *Ent* auf Fig. 9) entstehen in scharf begrenzten ektodermalen Bezirken (*ar 8*, *ar 9*, Fig. 29) auf späteren Stadien die sogen. Entapophysen (*ect 8—11*, Fig. 28) und zwar in allen extremitätentragenden Segmenten des Abdomens (wie die Figur es zeigt). Die Entapophysen dienen als Ansatzstellen vor allem für die longitudinalen Muskeln (*v.l.m 8—10* dieselbe Figur). Die betreffenden Muskeln entwickeln sich aus der Somatopleura des Cölomsackes (nachdem sich zuvor von dem letzteren eine „Segmentalröhre" abgetrennt hat). Aus der Fig. 6 sieht man, dass die Somatopleura jedes Cölomsackes (*coel 8—11*) die ganze Breite der betreffenden Extremität durchsetz und mit ihren beiden Enden an die transversalen Vertiefungen, welche ins Körperinnere hineinragen, angrenzt. Dementsprechend wird auf den späteren Stadien in ganz derselben Weise das aus dieser Somatopleura hervorgehende Muskelbündel mit seinen Enden an den betreffenden Stellen der Querfurchen sich befestigen, diese Stellen sich zu sog. Entapophysen umgestalten.

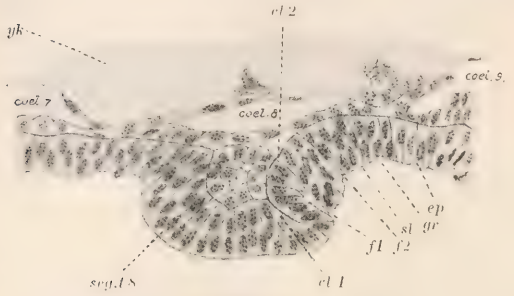


Fig. 7.

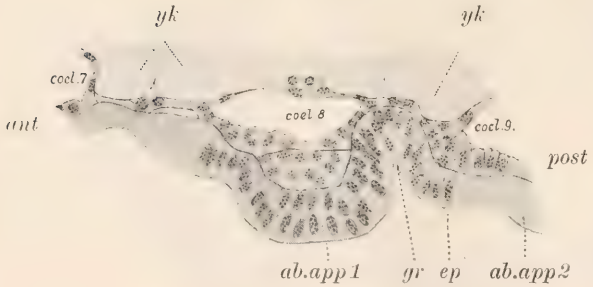


Fig. 8.

Diejenige Furche, welche hinter dem ersten Abdominalanhang (*gr*, hinter den Buchstaben *ab.app 1*, Fig. 6) liegt, verflacht sich zunächst, indem ihre hintere Wand weniger steil wird (*ep*, Fig. 7). Infolgedessen wird die Hinterfläche des Anhangs, welche zugleich die vordere Wand der Querfurche war, frei und von außen sichtbar (vgl. Fig. 8 — früheres, und Fig. 7 — späteres Stadium). Diese erste Extremität des Abdomens, welche dem 2. abdominalen, d. h. dem 8. postoralen Segment angehört, mit der entsprechenden Querfurche hinter sich, ist für uns besonders interessant, weil gerade sie die Lungen der dipneumonen Spinnen liefert.

23) Solche „post-appendicular infolding" sind auch bei *Limulus* zu beobachten. Purcell schließt es aus den Angaben von Kingsley, 1885.

Bildung des Lungensackes. Die Furche wäre schließlich fast ganz zum Verschwinden gekommen, wenn in ihrer lateralen Partie (entfernt von der Medianlinie), trotz der allgemeinen Verflachung der Querfurche, nicht eine besondere Vertiefung sich ausgebildet hätte (*pulm.s*, Fig. 9, 10, 11, 12). Das ist der bedeutsame Lungensack (bei ausgebildeter Lunge meist Lungenhöhle genannt), welcher demnach als ein Teil der Querfurche, als eine besonders vertiefte Stelle derselben zu betrachten ist.

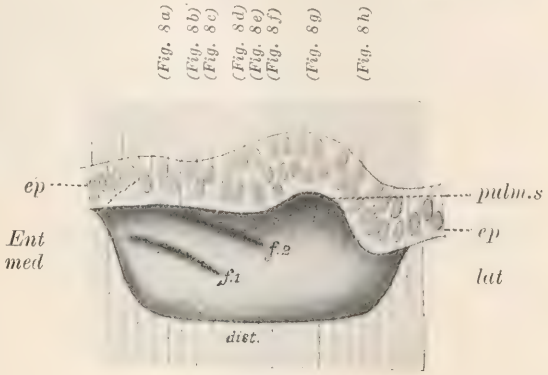


Fig. 9.

Beziehungen des Lungensackes zu den Entapophysen. Wir haben oben gesehen, dass auf den späteren Stadien im Bereiche der medianen Partie der Querfurche die Entapophysen entstehen (*ec.t 8—11*, Fig. 28), und zwar aus besonderen, ziemlich scharf umschriebenen ektodermalen Bezirken (*ar 8, 9*, Fig. 29). Eine solche Entapophyse, entstanden aus ganz ähnlichem ektodermalen Bezirk, findet sich auch im Lungensegment, die sonach hier (*ar 8*, Fig. 29; *ec.t 8*, Fig. 5) neben dem Lungensack existiert (d. h. neben dem ganzen Komplex, welcher auf der Fig. 29 in seinen einzelnen Teilen mit *lb*, *pulm.l*, *pulm*, *prol* und auf der Fig. 5 mit *pulm 5* etc. bezeichnet ist). Der Lungensack, obschon er aus einem Teil der Querfurche entsteht, wird von Purcell als ein von der eigentlichen Querfurche selbständiges, unabhängiges Gebilde betrachtet, wohl deshalb, weil solche laterale Vertiefungen nur im 8. und in einer rudimentären Form noch im 9. postoralen Segment vorkommen, während die übrigen Segmente nichts ähnliches zeigen. Außerdem, soweit ich auf Grund seiner Arbeit schließen kann, mag ein Anlass

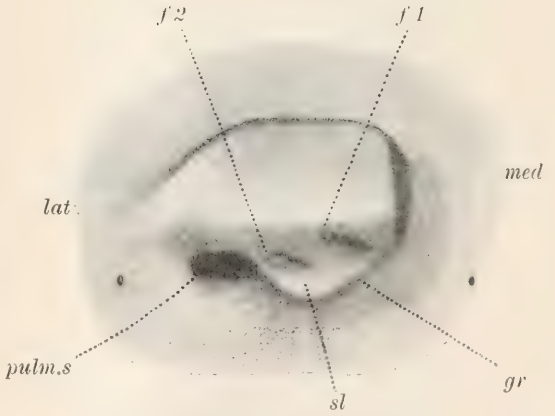


Fig. 10.

zur Sonderung beider Gebilde auch in dem Wachstum des Lungensackes gelegen haben, welcher später von der Einstülpungsöffnung (und also von der eigentlichen Querfurche) seitwärts wächst (in latero-dorsaler Richtung). Die Fig. 29 zeigt besonpers deutlich, dass die Entapophyse (*ar 8*) und der Lungensack (*pulm.prol*, *pulm.l*, *lb*) ganz selbständige Bildungen sind.

Weiteres Wachstum des Lungensackes. Indem die Zellen in der Wand des Lungensackes sich reichlich vermehren, wird er immer tiefer und wächst zunächst nach vorne unterdie Ansatzstelle der Extremität ("in the form of an inpushing under the appendage"), später aber in einer latero-dorsalen oder dorsalen Richtung, zum Teil, seitwärts von der Einstülpungsöffnung. Seine vordere Wand wird alle Lungenblätter bilden (respekt. alle inneren Luftkammern) ausgenommen die zwei ersten, und das ist der bedeutsamste Punkt in der Lungenentwickelung. Diese beiden ersten Falten entstehen außerhalb des Lungensackes, wie es Purcell schon im Jahre 1895 und wieder im Jahre 1909 gefunden hat, und wie es später Kautzsch 1910 und Ivanič 1912 bestätigen, und zwar in folgender Weise.

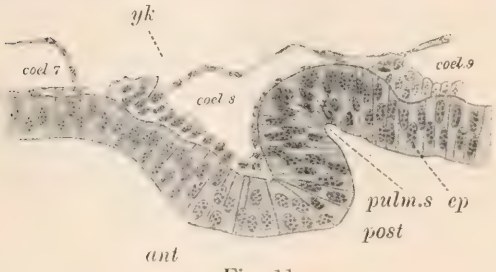


Fig. 11.

Fig. 12.

Bildung der ersten Luftkammern und Lungenblätter. Bevor noch die vom Körper abstehende Extremität in denselben einzusinken beginnt, entstehen auf ihrer freien Hinterfläche zwei quere spaltartige Vertiefungen, die nicht ganz horizontal liegen (Fig. 10, *f 1*, *f 2*). Es sind die ersten inneren Luftkammern oder „Säckchen", wie sie Purcell bezeichnet; die sie begrenzenden Ektodermpartien der Beinhinterfläche erscheinen auf Schnitten als Falten (*a.F.* Fig. 13) und sind die ersten Lungenblätter oder, wie sie Purcell nennt, „Septen". Die Fig. 10 zeigt deutlich, dass sie außerhalb des Lungensackes liegen und deshalb von außen sichtbar sind. Die nächsterscheinende dritte Spalte liegt schon am Rande des Lungensackes und alle weiterfolgenden werden im Lungensack selbst. auf Vorderwand, gebildet. Die erste Falte liegt dem distalen Ende

der Extremität am nächsten, die zweite entsteht mehr proximalwärts u. s. w., so dass die jeweils mehr distal liegenden, welche

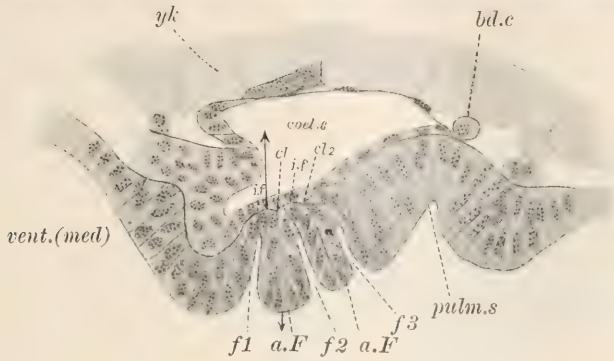


Fig. 13.

später nach dem Einsinken der Extremität am meisten der ventralen Fläche im Lungensack genähert sind, immer die älteren darstellen.

In ganz derselben Weise und in derselben Folgenreihe entwickeln sich auch die Kiemenblätter von *Limulus* nach Kingsley 1885, wie überhaupt diese abdominale Extremität bei einem Spinnenembryo, welche vom Körper absteht und welche auf ihrer ungedeckten Hinterfläche die ersten Falten trägt, die größte Ähnlichkeit mit den kiementragenden Beinen von *Limulus* hat.

Fig. 14.

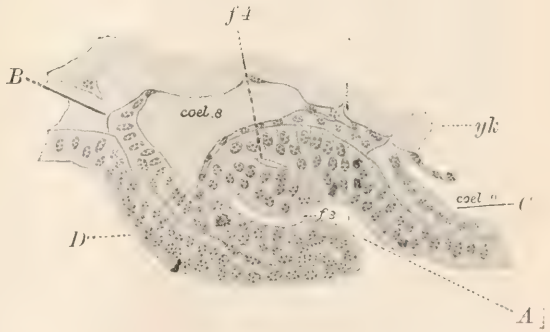


Fig. 15.

Bildung des Spiraculums (Stigma) und das Einsinken der Extremität in den Körper. Die Extremität des 2. abdominalen Segmentes erreicht zu dieser Zeit das Maximum ihrer Länge. Diejenige Region der Beinhinterfläche, welche von den ersten drei Lungenspalten eingenommen wird, sinkt jetzt unter das Niveau

des übrigen Teiles dieser Hinterfläche[24]). (Vgl. Fig. 13 mit Fig. 14 und 15.) Dadurch wird der Cölomsack, welcher früher das ganze Beininnere ausfüllte (*coel.s*, Fig. 11, 13) allmählich aus dem Bein ins Körperinnere verdrängt (Fig. 14 und 3). Das Innere des Beines wird dafür durch die einwachsenden Säckcken (inneren Luftkammern) ausgefüllt, welche also den Platz des verdrängten Cöloms einnehmen. Die Säckchen wachsen so lange in das Innere des Beines hinein, bis sie seine vordere Wand erreichen (*f 1*, *f 2*, Fig. 14 u. s_1, Fig. 3).

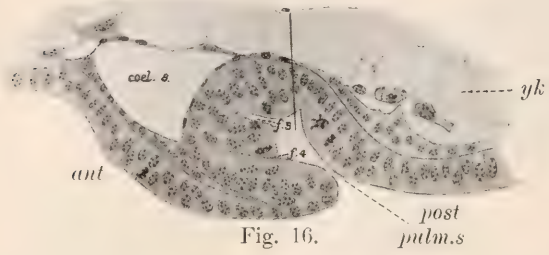


Fig. 16.

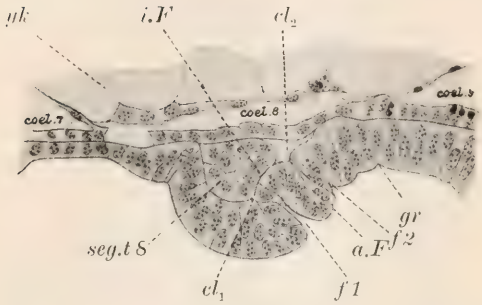


Fig. 17.

Diese eingedrückte Fläche vergrößert den Hohlraum des Lungensackes; die Spalten, welche früher außerhalb des Lungensackes lagen, kommen jetzt in diesen zu liegen. Die Einsenkung der Hinterfläche beginnt zunächst in der Nähe des Lungensackes und infolgedessen schließt der letztere zunächst die dritte Spalte in sich ein, dann die zweite und zuletzt die erste (vgl. Fig. 13, 15 u. 14).

Die Öffnung, welche nunmehr in den gemeinsamen Hohlraum führt, ist das Spiraculum der fertigen Lunge. Das laterale Ende des Spiraculums (infolge der Umrollung schaut es später gegen die dorsale Fläche des Embryo) ist bereits unmittelbar nach dem Erscheinen des Lungensackes scharf umschrieben. Die progressive Entwickelung dieses lateralen Randes des Spiraculums sieht man auf den Fig. 11, 12 u. 16). Der mediane Rand des Spiraculums (welcher, bei späterer Verschiebung des ganzen Organs auf die Dorsalseite des Embryos, gegen die ventrale Fläche gerichtet ist) bekommt scharfe Umrisse erst viel später[25])

24) "The whole region between the three oldest furrows begins to sink below the level of the appendicular posterior surface by a forward movement, causing it to be over-topped by the distal edge of the appendage", p. 22.

25) Wie man aus dieser Beschreibung, welche sich möglichst eng an das Original hält, sieht, ist die Bildung des Spiraculums von Purcell nicht sehr klar dargestellt. Wird die Einstülpungsöffnung des Lungensackes ohne weiteres zum Spiraculum? Wenn nicht, worin bestehen die Veränderungen? Wird dabei der

Hand in Hand mit diesen Veränderungen sinkt die Extremität des 2. abdominalen Segmentes immer tiefer und tiefer in den Körper ein, bis schließlich nur eine leichte Wölbung vor dem Spiraculum die frühere Lage der Extremität andeutet. Das Einsinken beginnt bereits auf dem Stadium, wo erst 5—6 Falten ausgebildet sind. Das äußere Epithel der Lungenextremität, welches der vorderen Fläche, den seitlichen und den distalen Kanten derselben entspricht, bildet jetzt das Lungenoperculum, welches die entsprechenden Lungen von außen zudeckt[26]).

B. Die Bildung der Falten, Unterschied in der Entwickelung der Lungen und Kiemen und die Theorie von Kingsley 1885.

Wir müssen jetzt die Bildung der Falten, aus welchen die Lungenblätter hervorgehen, näher ins Auge fassen. Dieser Vorgang ist sehr wichtig, weil er die spezifische Form und Funktion der Lungen, zugleich aber auch Unterschiede, welche zwischen den

Eingang in den Lungensack enger in der Richtung von vorn nach hinten, wird der Spalt vielleicht kürzer resp. länger in der Richtung der transversalen Achse des Körpers? Die Bildung des Spiraculums sowie die Einsenkung der Extremität ins Körperinnere (s. weiter unten) wären viel leichter zu verstehen, wenn die Extremität im Lauf der Entwickelung aus der vertikalen Lage in die nach hinten geneigte übergehen würde, wodurch sie dem Körper bis zu einem gewissen Grade sich anschmiegte. Doch Purcell sagt von dieser Bewegung der Extremität nichts. Außerdem beschreibt er noch folgendes. Diejenige Partie der Körperwand, welche unmittelbar vor jeder Extremität liegt, wird jetzt ebenfalls in die Bildung der Extremität einbezogen, und so kommen die embryonalen Extremitäten näher zueinander und die queren Furchen, welche sie trennten, werden jetzt tiefer und zwar geschieht das auch mit der, welche hinter der 1. Extremität liegt. Dadurch kommt die ursprüngliche Eingangsöffnung in den Lungensack an den Boden einer solchen Furche zu liegen. Daraus entsteht die Frage, ob nicht auch diese Furche an der definitiven Ausbildung des Spiraculums teilnimmt. Doch aus der weiteren Beschreibung ist eher zu schließen, dass die Querfurche, infolge der Einsenkung der Extremität, wieder verstreicht und das Spiraculum abermals und jetzt definitiv auf die Oberfläche des Körpers zu liegen kommt.

26) Die näheren Ursachen und die morphologischen Veränderungen, welche das Einsinken der Extremität bewirken und vorbereiten, sind aus der Arbeit von Purcell nicht zu ersehen. Es wäre viel leichter den ganzen Vorgang sich vorzustellen, wenn die Extremität aus der vertikalen Lage in die nach hinten geneigte übergehen würde; schon dadurch würde sie mehr in ein Niveau mit der ventralen Körperfläche kommen, um so mehr, da ihre Hinterfläche mit Lungenblättern in die darunter liegende Höhe des Lungensackes sich nachträglich einsenken konnte, wie es sich Kingsley vorstellt (s. weiter unten, auch Fig. 20). Doch sagt Purcell von einer derartigen Bewegung nichts. An einer Stelle betont er sogar, allerdings in bezug auf frühere Stadien, dass die Hauptachse der Extremität immer senkrecht zum Körper bleibt. Andererseits ist nicht zu vergessen, dass während der Entwickelung die Extremität vielfach ihre Lage ändert (Wallstabe, 1908, Purcell, 1909, Kautzsch, 1910, Ivanič, 1912); es kommen hier wie es scheint, selbst Drehungen der Extremität vor (Ivanič, 1912); das alles muss den Vorgang des Einsinkens recht kompliziert machen. Wir werden weiter unten sehen, wie man die Bildung des Spiraculums und das Einsinken der Extremität theoretisch durch Änderung in der Wachstumsrichtung der Beinbasis verständlich machen kann.

Lungen und Merostomenkiemen existieren, bedingt. Diese Falten beweisen nach Kingsley, 1885—1893 und Purcell, 1909, dass die Atmungsorgane der Arachnoideen aus den Merostomenkiemen hervorgegangen sind; aber sie sind nicht ohne weiteres mit den Kiemenblättern von *Limulus* zu identifizieren, wie es, im Gegensatz zu MacLeod, geistreiche und höchst interessante Spekulationen von Kingsley und embryologische Untersuchungen von Purcell beweisen.

Die ontogenetische Entwickelung geht nach Purcell in folgender Weise vor sich. Die hintere Fläche der ersten abdominalen Extremität legt sich in Falten, doch geschieht es nicht in der Weise, dass das Epithel einfach nach außen faltenartig auswächst und dass diese Falten über das allgemeine Niveau hervorragen. Vielmehr, sie bilden sich in der Dicke des Epithels selbst, durch Kleinwerden und durch Umgruppierung der Zellen. Im Epithel (Fig. 13, 17) entstehen Einbuchtungen, sowohl von außen (*f1, f2, f3*) wie von innen (el_1, *el 2*). Trotz dieser Einbuchtungen bewahrt das Epithel die gleiche Dicke und das ist möglich dadurch, dass die Zellen, welche um diese Einbuchtungen sich gruppieren, selbst viel niedriger werden. Dadurch legt sich die Epithelwand, ihre Dicke behaltend, in Falten.

Unter diesen Falten, welche durch die erwähnten Einbuchtungen im Epithel bedingt werden, können wir äußere und innere Falten unterscheiden (*a.F* und *i.F*, Fig. 13, 17), die miteinander alternieren. Die inneren wölben sich gegen das unterliegende Gewebe der Extremität. Die weitere Entwickelung besteht darin, dass die äußeren Einbuchtungen (*f1, f2, f3*, Fig. 10, 13, 14) immer tiefer werden (resptive die inneren Falten *i.F*, Fig. 13, 17 gegen das Innere der Extremität auswachsen); sie werden zu den inneren Luftkammern der Lunge, *lk*, Fig. 1, s_1, Fig. 3 (Purcell nennt sie Säckchen „Saccules"). Was zwischen ihnen liegt (und was wir als äußere Falten bezeichnet haben, *a.F*, Fig. 13, 17), das stellt die Septen oder Lungenblätter der fertigen Lunge (*bl.Fig.1*) dar. Indem die äußeren Einbuchtungen (*f1, f2, f3*, Fig. 13) mehr und mehr in das Innere der Extremität hineinwachsen, verdrängen sie dabei das Cölom (Fig. 14) und füllen das Innere der Extremität ganz aus (Fig. 3). Im Innern der Luftkammern wird Chitin mit seinen komplizierten stachelartigen Fortsätzen ausgeschieden (Querstrichelung auf der Fig. 3, unten auf dieser Figur mit s_1 bezeichnet; den Hohlraum der inneren Luftkammern sieht man hier undeutlich, weil die Wände zu dieser Zeit miteinander bis zur Berührung zusammenfallen, später weichen sie wieder auseinander; nach Kautzsch ist jedoch dieser Hohlraum während der ganzen Entwickelung deutlich zu sehen).

In dem Maße, wie die inneren Luftkammern in das Innere einwachsen, werden natürlich auch die Septen (*a.F*, Fig. 13, 14, *bl*, Fig. 1) länger. Sie sind von Anfang an zweischichtig, doch enthalten sie kein Lumen (*a.F* Fig. 13, 14), weil beide Zellschichten

sich berühren. Indem die Zellschichten (:, Fig. 3) dünner werden, entstehen hier später Blutlakunen (*lac*), welche nur von Zellsäulen mit 2 oder 3 Kernen (*y*) durchsetzt sind (Fig. 3).

Die Extremität ist zu dieser Zeit ins Körperinnere hineingesunken, und damit ist die Lunge im wesentlichen fertig.

Aus dieser Entwickelung geht klar hervor, worin der Unterschied zwischen den Lungen und den Kiemen von *Limulus* besteht. Wir können uns diesen Unterschied im Anschluss an Kingsley, 1885, folgendermaßen klar machen. Wenn zu Anfang der Faltenbildung die äußeren Falten (*a.F*, Fig. 13) nach außen wüchsen (in der Richtung des Pfeiles), so würden sie vom Beine abstehende Kiemenblätter hervorbringen, ganz identisch denen von *Limulus*, und wenn das Bein zudem nicht einsänke, so hätten wir ein kiementragendes Bein vor uns wie bei *Limulus*. Wenn aber das Bein mit seinen medianen und lateralen Rändern mit dem Körper verwüchse, so würde aus ihm die Lunge so entstehen, wie es sich MacLeod vorstellte, wobei die Lungenblätter ohne weiteres mit den Kiemenblättern identifiziert werden könnten. Doch haben die äußeren Falten bei dem Spinnenembryo nur eine beschränkte Neigung nach außen zu wachsen und sich über die Fläche der Extremität zu erheben. Diese Tendenz ist immerhin in den ersten Falten nach Purcell bemerkbar und, soweit sie existiert, können wir diese äußeren Falten den Kiemenblättern von *Limulus* ohne weiteres gleich stellen.

Bei den Vorfahren der heutigen Arachnoideen, soweit sie noch wasseratmend waren, wuchsen wahrscheinlich diese Falten nur nach außen, wie beim heutigen *Limulus*. Doch bei den heute lebenden Arachnoideen ist nach Kingsley diese Tendenz zum Auswachsen nach außen unterdrückt worden. Bei ihnen werden dafür die Furchen (*f1*, *f2*, *f3*, Fig. 10, 13, 14), welche zwischen den Falten liegen, immer tiefer und tiefer und bilden auf diese Weise die inneren Luftkammern (oder, was dasselbe ist, bei ihnen wachsen nunmehr die inneren Falten, *i.F*, Fig. 13, ins Innere der Extremität hinein). Aber trotzdem entstehen notwendigerweise auch hier zwischen den in der Tiefe wachsenden inneren Luftkammern lamellenartige Septen oder Lungenblätter (*a.F*, Fig. 13, 14, *bl.F1*), die sich eigentlich von den Kiemenblättern nur dadurch unterscheiden, dass sie nicht frei vom Bein abstehen, sondern im Innern des Beines liegen. Histologisch können wir uns die Sache so vorstellen (Purcell, 1909), dass die Zellen der äußeren Falten (*a.F*, Fig. 13, 14), welche bei *Limulus* Kiemenblätter hervorbringen, bei den Spinnen sich nicht in der Richtung nach außen vermehren, sondern in der Richtung nach dem Beininneren zu, wodurch die Vertiefungen zwischen den Falten entstehen. Aber die Zellen sind doch schließlich hier und dort die gleichen, gehören derselben Hinterfläche der

Extremität an und nur durch die Änderung der Richtung, in welcher sie sich vermehren, bringen sie im Innern des Beines eingeschlossene Lungenblätter anstatt der außenstehenden Kiemenblätter hervor. Deshalb können wir immerhin die Septen der Lungen mit den Kiemenblättern von *Limulus*, trotz ihrer Lage im Innern der Extremität, homologisieren und das dadurch zum Ausdruck bringen, dass wir sie mit der alten Bezeichnung Lungenblätter belegen im Gegensatz zu Purcell, welcher dafür eine neue Bezeichnung: Septen vorschlägt. Wenn auch diese Falten bei den Arachnoideen im Gegensatz zu denen von *Limulus* in das Beininnere hereinwachsen, so sind sie deswegen noch nicht gänzlich andere Bildungen, ebenso, wie das Bein, welches z. B. bei *Limulus*-Embryo anormal in eingestülptem Zustande gewachsen ist (s. weiter unten), trotzdem seiner ganzen Natur nach ein Bein bleibt.

Fig. 18.

Interessanterweise können wir auch bei *Limulus* ähnliche Vertiefungen beobachten. Nach Kingsley, 1885, wird bei ihm die Anlage der Kiemenblätter ebenfalls von der Ausbildung der dazwischen liegenden Vertiefungen begleitet (*f*, Fig. 18), welche unter das Niveau der sonstigen Extremitätenoberfläche zu liegen kommen. Nach Kingsley brauchen wir nur anzunehmen, dass diese Vertiefungen mehr und mehr in die Extremität einsinken, die äußeren Falten (*gl*) dementsprechend kleiner werden, um daraus die Lungenblätter der Spinnen zu bekommen.

Kingsley stellt sich auch eine Zwischenform vor, welche die Kiemen von *Limulus* durchlaufen haben, ehe sie zu den Lungen der Spinnen wurden. Diese Zwischenstadien zeigen die Schemata von Kingsley. In der Fig. 19 A haben wir Verhältnisse, wie sie beim *Limulus* zeitlebens existieren; hier sind nur äußere Falten entwickelt, die sich über das Niveau des Beines fast in ihrer ganzen Ausdehnung erheben. In Fig. 19 B ist eine Übergangsform dargestellt, wo die äußerlich sichtbaren Falten und die dazwischen liegenden Vertiefungen etwa gleich stark entwickelt sind. Die äußeren Falten sind schon kleiner als bei *Limulus*, die Vertiefungen noch nicht so groß wie bei den Spinnen. Nach der histologischen Auffassung von Purcell teilen sich die Zellen in diesem Stadium derart, dass die Falten noch in zwei Richtungen wachsen, nach außen und nach innen. (Diesen phylogenetischen Stadien entspricht

in bezug auf die Faltenbildung etwa das embryonale Stadium vom *Limulus*-Beine, welches in Fig. 18 wiedergegeben ist.) Das Bein ist bereits halb ins Körperinnere versunken. In der Fig. 19 C sind die Verhältnisse bei den Spinnen dargestellt. Die äußeren Falten ragen hier gar nicht mehr über das Niveau des Beines, weil das Zellmaterial, welches für ihr Wachstum dienen könnte, ganz für die Ausbildung der Vertiefungen verbraucht worden ist: das Bein ist vollkommen ins Körperinnere eingesunken.

Vom physiologischen Standpunkte lassen sich die Umwandlungen etwa folgendermaßen erklären. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben sanken die Extremitäten zum Teil in den Körper hinein, weil auf diese Weise die Beine mit ihren zarten Kiemenblättern vor den Gefahren des Landlebens besser geschützt waren. Doch sind natürlich die Kiemenblätter noch besser geschützt, wenn sie nicht frei vom Beine abstehen, sondern im Innern desselben liegen. Und das war eben beim Landleben, bei Atmung in der

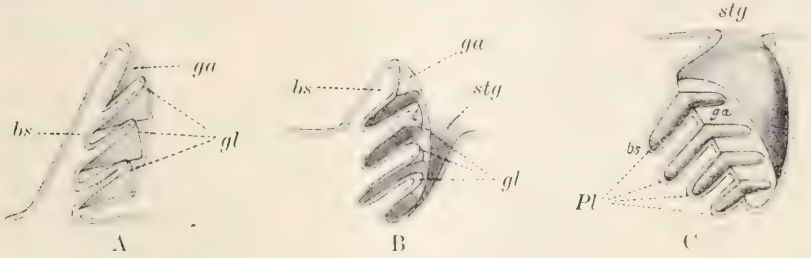


Fig. 19.

atmosphärischen Luft möglich. Die Kiemen müssen nämlich im Wasser frei flottieren, um den nötigen Gasaustausch vermitteln zu können (oder, wenn die Kiemen in einer abgeschlossenen Höhle liegen, so müssen besondere Vorrichtungen getroffen werden, um das Wasser in diesen Höhlen zu erneuern). Bei der Luftatmung ist es anders: die atmosphärische Luft dringt mit Leichtigkeit überall hin, sie kann deshalb leicht auch in die inneren Falten der Extremität gelangen. Aber dadurch, dass jetzt die Atmung durch innere Falten zustande kam, war abgesehen von Schutzvorteilen auch ein anderer großer Vorteil geschaffen. Die luftatmenden Organe liegen jetzt im Innern der Extremität, resp. im Innern des Körpers selbst, und die Luft kommt mit den Geweben nun direkt oder auf kürzestem Wege in Berührung. Gewiss ist dieser Erklärungsversuch von Kingsley höchst einfach, plausibel und geistreich zu nennen.

Purcell fügt noch hinzu, dass die Kiemenblätter bei der Luftatmung schon deshalb nicht ohne weiteres fungieren und auf der Außenfläche der Extremität bleiben könnten, weil sie bei ihrer Zart-

heit wohl im Wasser, nicht aber in der Luft ohne besondere Stützvorrichtungen sich halten könnten. Und die Kiemenblätter müssen ja unter allen Umständen dünne und zarte Lamellen bleiben, wenn der Gasaustausch mit Leichtigkeit stattfinden soll. Dadurch aber, dass die Lungenblätter der Spinnen sich jetzt anders entwickeln als die Kiemenblätter von *Limulus*, sind sie hier ab origine an drei Seiten befestigt und gestützt, während nur der hintere Rand noch frei bleibt.

Die embryologischen Untersuchungen bestätigen, wie wir gesehen haben, die theoretischen Ansichten von Kingsley. Aus dem Vorhergehenden ist zu ersehen, wie kleine Veränderungen an den Kiemen nötig sind, um Verhältnisse zu schaffen, wie sie bei den Arachnoideen existieren: es ist hierzu nur notwendig, dass sich die Zellen, welche die Wände der embryonalen Kiemenblätter bilden, in einer anderen Richtung vermehren.

Es mag dazu bemerkt werden, dass die Art der ersten Faltenbildung an embryonalen Extremitäten bei dem japanischen *Limulus* noch mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Arachnoideen hat, wie es Purcell auf Grund der Beschreibung von Kishinouye schließt.

Kingsley, 1885, lenkt noch die Aufmerksamkeit darauf, dass die embryonalen Beine bei *Pholcus* nach Emerton, 1872, breit und lamellenartig sind, also so etwa, wie die Kiemenbeine von *Limulus*. Die abdominalen Beine von *Scorpio* erscheinen nach Brauer, 1895, ebenfalls in der Form von länglichen Wülsten, die in bezug auf die Längsachse des Körpers quer stehen. Demnach, wenn diese embryonalen Anlagen auswüchsen, so würden sie eine Extremität hervorbringen, die den Kiemenbeinen von *Limulus* vollkommen ähnlich wäre. (Bei den Embryonen von *Attus floricola* ist das Bein nur am distalen Ende in der Richtung der Querachse des Embryo breiter als von vorn nach hinten.) (Schluss folgt.)

(Die Figurenerklärung folgt am Schlusse des Artikels.)

Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose.

Von Jar. Kříženecký, Prag (Kgl. Weinberge).

(Mit 3 Figuren.)

Die Einwirkung des Hungerns auf die Lebewesen ist verschiedenartig. Abgesehen von den rein physiologischen Einwirkungen auf den Stoffwechsel, welche sich am typischsten bei den Vertebraten durch Abnahme des Glykogengehaltes der Leber und Verminderung der Galenproduktion manifestieren und eingehend studiert wurden (vgl. darüber Luciani, 1906; Hermann, 1910 und Bardier), ist besonders die Einwirkung, welche das Hungern auf das Wachstum und morphogenetische Vorgänge überall ausübt, am besten bekannt.

Die einfachsten von diesen Phänomen sind die Reduktionen, welche, wie bei den niederen, so auch bei den höheren Tieren, ja auch Vertebraten (vgl. z. B. Kammerer's Versuche an *Proteus anguinus*, 1912) beobachtet wurden. In dieser Hinsicht nähert sich das Hungern in seiner Einwirkung der Regeneration, wie unlängst von Nußbaum und Oxner (1912) bei den Nemertinen gezeigt wurde. Die Reduktion geschieht mittels sogen. „Wanderzellen" und führt nicht nur zur quantitativen, sondern auch zu einer qualitativen Rückbildung des Organismus in der Richtung der ontogenetischen Entwickelung: sie ist nämlich von einer Verjüngung des ganzen Organismus begleitet, welche Erscheinung besonders von Schultz in seinen Abhandlungen „Über Reduktionen" eingehend studiert wurde.

Anders kann das Hungern als ein positiv-katalytischer Faktor bei Wachstum tätig sein. Morgulis (1912) hat nämlich unlängst an *Triton cristatus* gezeigt, dass, wenn die Tiere nach einem Aushungern wieder ad libitum gefüttert werden, die nicht nur die während des Hungerns erlittene Abnahme ersetzen, sondern auch im Gewichte bald den regelmäßig gefütterten Kontrolltieren zuvorkommen. Aber wie bei den Reduktionen, so manifestiert sich auch beim Wachsen die Wirkung des Hungerns außer der quantitativen auch auf qualitative Art und Weise. Es können nämlich die morphogenetischen Vorgänge beschleunigt sein, so dass das Hungern als ein förderndes Prinzip in den Verlauf eingreift.

Als förderndes Prinzip wurde das Hungern zum ersten Male von D. Barfurth im Jahre 1887 bezeichnet, als dieser Forscher bewies, dass die normale Metamorphose von Kaulquappen durch das Hungern beschleunigt werden kann. Barfurth erklärt diese Beschleunigung dadurch, dass damit die Resorption der überflüssigen Gewebe schneller ermöglicht wird, als beim Füttern. Nach ihm wird also die Metamorphose nicht direkt durch das Hungern beschleunigt, sondern nur die bei ihr vorkommenden Resorptionsprozesse.

Es ist ist interessant, dass sich die Natur selbst des Hungerns bei Metamorphose bedient. Schon Barfurth hat auf diesen Umstand aufmerksam gemacht, indem er anführt, dass Marie von Chauvin bei den Urodelen gefunden hat, „dass sie während der Metamorphose normalerweise fasten". Neuerdings wurde von Powers (1903) bewiesen, dass die Metamorphose des Axolotls nur dann erfolgt, wenn auf gute Ernährung plötzlicher Nahrungsentzug folgt, wobei die Änderung des Mediums von keinem Einflusse war: brachte man den Axolotl unter ungünstige äußere Bedingungen (beim Mangel an Wasser) oder züchtete man ihn unter den günstigsten Wasserbedingungen, immer wurde die Metamorphose durch eine reichliche Fütterung gehindert, durch Hungern beschleunigt.

Auch für die Insekten ist bekannt, dass sie sich während ihrer Metamorphose durch das Hungern helfen. Weismann (1866) gibt z. B. für *Corethra plumicornis* an, dass ihre Larven, nachdem sie vollständig ausgewachsen sind, einige Zeit vor der Verpuppung keine Nahrung mehr aufnehmen, womit sie, Weismann's Ansicht nach, die Histolyse der inneren Gewebe ermöglichen. Diese Angabe kann ich auf Grund meiner Beobachtungen an *Tenebrio*-Larven nur betästigen. Auch diese Larven hören, einige Tage vor der Verpuppung auf, Nahrung einzunehmen, werden unbeweglich, nehmen eine bogenförmige Gestalt an und in diesem Zustande bleiben sie bis zur Verpuppung.

Weil auch bei den Insekten ähnliche Resorptionsvorgänge wie bei den Amphibien während ihrer Metamorphose zustande kommen, erhebt sich die Frage, ob nicht auch bei ihnen diese durch das Hungern beschleunigt sein kann. Schon aus demselben Jahre, in welchem Barfurth seine Versuche publiziert hatte, besitzen wir eine Angabe, welche dafür spricht, dass ähnliche Erscheinungen auch bei den Insekten vorkommen können. Keller (1887) beobachtete nämlich an *Phylloxera vastatrix*, dass bei ihr der Entzug von Nahrung die noch nicht ausgewachsenen Rebläuse zur Verwandlung in geflügelte Tiere veranlassen kann.

Eingehendere Untersuchungen unternahmen darüber in neuerer Zeit zwei Forscher, aber mit ganz verschiedenen Resultaten.

Der erste von ihnen, Pictet (1904), experimentierte mit Raupen von *Vanessa* sp. und fand bei ihnen eine Beschleunigung des Verpuppens durch das Hungern. Dabei führte die Überernährung zu melanotischen, Hungern zu albinotischen Formen. Kellog und Bell (1904) konnten aber dem entgegen bei den Raupen von *Bombyx mori* keine Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern der Raupen herbeiführen. Worin man die Ursache der so verschiedenartigen Erfolge bei fast mit gleichem Materiale ausgeführten Versuche suchen muss, ist mir nicht möglich zu sagen, weil ich die Originalabhandlungen nicht gelesen habe[1]), und was ich darüber weiß, führt Driesch in seinem großen Referate über die Entwickelungsphysiologie von 1902—1905 an. Ich wiederhole aber mit Driesch (S. 707), dass „künftige Forschungen zeigen müssen, ob hier wirklich Widersprüche vorliegen". Daher fühle ich mich veranlasst, über einige von mir in dieser Richtung unternommene Versuche in folgendem eine Mitteilung zu machen.

Zur Kenntnis, dass das Hungern auf die Metamorphose der Insekten von Einwirkung sein kann, kam ich ganz zufällig, ohne die oben erwähnten Arbeiten von Keller, Pictet und Kellogg-Bell zu kennen. Im heurigen Winter führte ich einige Regene-

1) Nämlich deswegen, weil mir nicht möglich war, die Publikationen, wo die betreffenden Arbeiten erschienen, mir zu besorgen.

rationsexperimente an *Tenebrio*-Larven aus, bei welchen es nötig war, die Larven hungern zu lassen. Um festzustellen, was bei diesen Versuchen auf Rechnung des Hungerns und was auf Rechnung der Regeneration kam, welche Vorgänge in ihrer Einwirkung auf das Tier sehr ähnlich sind, wie Nußbaum und Oxner (1912) bewiesen haben, stellte ich eine besondere Serie von Larven ein, welche mir als Kontrolltiere dienen sollten. Dazu nahm ich 100 mittleren Alters, gesunde Larven, welche ein Gesamtgewicht von 13 g hatten, so dass auf jede durchschnittlich 0,13 g kam. Diese Larven gab ich nun in ein Gefäß und setzte sie totalem Hungern aus.

Dabei zeigte sich eine interessante Erscheinung. Obschon die Larven fast desselben Alters waren mit jenen, welche ich zu meinen anderen Versuchen als Material in einem größeren Gefäße züchtete, kam ein augenscheinlicher Unterschied zwischen dem Metamorphoseverlaufe der gefütterten und der hungernden Larven zutage. Die Hungerserie wurde am 19. Januar 1913 angestellt und am 1. Februar hat sich eine Larve verpuppt. Am 5. Februar verpuppte sich wieder eine und am 6. Februar kamen zwei neue dazu. Am nächsten Tage (7. Februar) haben sich sechs Larven in Puppen verwandelt und über Nacht wieder eine neue. Am 9. Februar haben sich wieder drei Larven verpuppt. Während dieser Zeit zeigten die gefütterten Larven keine Veränderung. Erst am 10. Februar kam bei ihnen die erste Puppe zur Beobachtung. Nach dieser kamen am 11. Februar zwei neue und dann hat sich fast jeden Tag eine verpuppt.

Die hungernden Larven beobachtete ich von dieser Zeit nicht mehr, weil mir die bisherigen Beobachtungen genügten, einen Zusammenhang zwischen dem Hungern der Larven und der Beschleunigung der Verpuppung zu sehen. Die Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern war hier augenscheinlich, wenn man nur betrachtet, dass in beiden Serien, der gefütterten und auch der hungernden, fast gleich alte Larven waren und dass unter den hungernden die erste Puppe um 22 Tage früher zutage kam als unter den gefütterten und dass in kurzem Zeitraume andere folgten. Im ganzen verpuppten sich während diesen 22 Tagen 13 hungernden Larven früher als die erste von den gefütterten Larven.

Um diese Erscheinung eingehender zu erforschen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an, bei welchen ich eine Serie ad libitum fütterte und die andere hungern ließ. Während diesen Versuchen hat meine erste zufällige Beobachtung eine Bestätigung gefunden und deswegen will ich die Resultate dieser meiner Versuche, obzwar ich sie nicht als definitive und genügende betrachte, im folgenden mitteilen.

Von allen Versuchen, welche ich in dieser Richtung ausgeführt habe, seien nur drei, bei welchen sich die beschleunigende Einwir-

kung des Hungerns am klarsten zeigte, erwähnt. Bei allen drei Experimenten, von welchen ich das erste am 13. Februar, das zweite am 14. April und das dritte am 7. Juni dieses Jahres (1913) angestellt habe, benützte ich dieselbe Methode: Ich suchte aus meinen, als Material dienenden Larven immer zwei gleich alt aussehende Larven aus; eine von ihnen gab ich in das Gefäß für hungernde, die andere in das Gefäß für gefütterte Tiere. In der ersten und letzten Serie verwandte ich je 100 Larven, so dass immer 50 Larven hungerten und 50 gefüttert wurden. In der zweiten Serie benützte ich 80 Larven, von welchen ich 40 gefüttert habe und 40 hungern ließ.

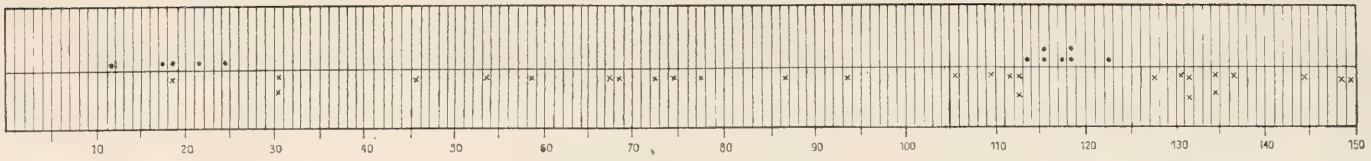
Wegen der Genauigkeit muss noch bemerkt werden, dass sich von einem totalen und absoluten Hungern hier nicht reden lässt. Es kam nämlich vor, dass eine Larve von den anderen überfallen und gefressen wurde. Es lässt sich aber auch nicht sagen, dass die Larven dabei eine erhebliche Fütterung gefunden hätten, erstens deswegen, weil solche Fälle nur selten vorkamen und dann, weil ich die Versuche mehrere Male am Tage revidierte und manchmal, wenn ich dazu Gelegenheit hatte, auch in der Nacht, wobei ich jede solche überfallene Larve entfernt habe, so dass die übrigen eigentlich nicht Zeit zum Auffressen gehabt haben. Und noch einen weiteren Grund dafür, dass solche Erscheinungen auf den Verlauf unserer Versuche nicht störend einwirkten, sehe ich darin, dass solche Kannibalismusfälle nicht nur bei den hungernden, sondern auch bei gefütterten Larven vorkamen, so dass die beiden Serien in dieser Hinsicht gleich waren und nur mit Rücksicht auf ihre normale Nahrung (Mehl, Kleie und ähnliche Pflanzenstoffe) sich unterscheiden.

In allen drei Serien zeigte sich nun eine Beschleunigung der Verwandlung in Puppen unter den hungernden Larven im Vergleich zu den gefütterten. In der ersten Serie machte diese Beschleunigung 7 Tage, in der zweiten 9 Tage aus; in der dritten Serie waren die Verhältnisse ein wenig komplizierter, doch konnte man auch bei ihr eine Beschleunigung der Metamorphose bei hungernden Larven gut erkennen.

Um nun diese Beschleunigung recht klar zu machen, benützte ich dazu die graphische Methode, welche uns mehr sagen wird, als lange Beschreibung der einzelnen Versuche. Die graphische Darstellung des Verlaufes unserer Experimente findet man in den Diagrammen auf S. 51. Die einzelnen kleinen Abteilungen bedeuten die Tage von Beginn eines jeden Versuches. Was also in der ersten Abteilung bemerkt ist, dies gilt für den ersten Tag, was sich in der fünften Abteilung befindet, dies gilt für den fünften Tag, was in der 30., dies gilt für den 30. Tag . . . u. s. w. Diese Abteilungen sind nun mittels einer Querlinie in zwei Etagen geteilt,

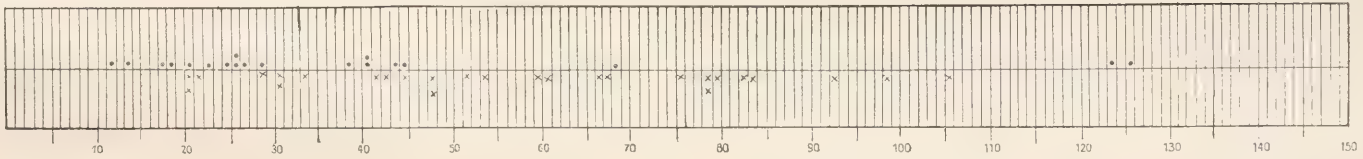
I. Diagramm.

Anfang des Versuches am 13. II. 13.



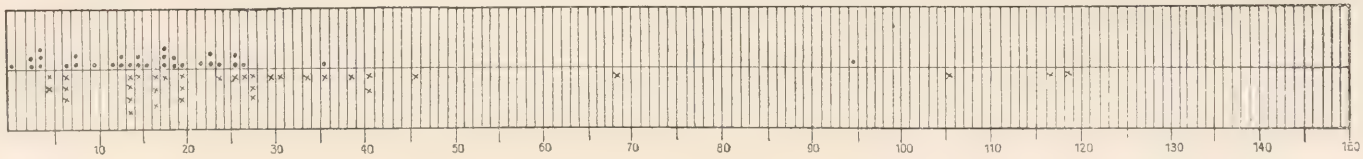
II. Diagramm.

Anfang des Versuches am 14. IV. 13.



III. Diagramm.

Anfang des Versuches am 7. VI. 13.



von welchen die obere zur Darstellung des Verlaufes der hungernden Serie, die untere für die gefütterte Serie dient. In diese Diagramme habe ich nun die Verpuppungen mittels zwei verschiedener Bezeichnungen eingezeichnet: die Puppen aus den gefütterten Serien sind mittels kleiner Kreuzchen (×) bezeichnet, die Puppen aus den hungernden Serien mit Punkten. Die Zahlen der einzelnen Zeichnungen bedeuten dann, wieviel Larven sich jenes Tages verpuppt haben[2]).

Nach diesen kurzen einleitenden Bemerkungen, glaube ich, werden schon jedem die Diagramme klar sein und deswegen können wir uns zur kurzen Besprechung der einzelnen Versuche wenden.

Den ersten Versuch, dessen graphische Darstellung man an dem Diagramme I findet, habe ich am 13. Februar 1913 angestellt. Schon beim ersten Blicke sieht man, dass die schwarzen Punkte, welche uns die Verpuppungen der hungernden Larven darstellen, viel früher an der linken Seite vorkommen als die Kreuzchen, welche die Verpuppungen von gefütterten Larven bedeuten. Die erste Puppe von den hungernden erschien am 12. Tag nach dem Anfange des Experimentes, die erste von den gefütterten erst nach 19 Tagen. Nach der ersten H.-Puppe[3]) kamen im Laufe von 13 Tagen noch vier neue, die F.-Puppe blieb aber allein und erst 12 Tage nach ihr erschienen zwei neue F.-Puppen. Nach diesen ging dann die Verpuppung unter den gefütterten Larven auf regelmäßige Weise vor sich.

Aber unter den hungernden Larven fand die Verpuppung nunmehr eine Unterbrechung. Die nächste H.-Puppe nach den fünf ersteren erschien erst nach 114 Tagen, worauf während der folgenden 9 Tage sechs neue folgten. Man sieht hier also, dass ein Teil der H.-Larven, welche während dieses Versuches zur Verpuppung gelangten, eine Beschleunigung ihrer Metamorphose, die anderen eine Verspätung erfahren haben. Eine ähnliche Erscheinung trat auch während des zweiten Versuches zutage.

Den zweiten Versuch begann ich am 14. April 1913 mit 80 Larven, von welchen ich 40 hungern ließ und 40 gefüttert habe. Wie uns das Diagramm II zeigt, erschien die erste H.-Puppe nach 12 Tagen, ihr folgten in den nächsten 17 Tagen im ganzen zehn weitere H.-Puppen. Die ersten zwei F.-Puppen erschienen am 21. Tage und weitere am folgenden Tage. Auch in diesem Falle zeigten die H.-

2) Im Vorkommen der einzelnen Abhäutungen konnte ich während meiner Versuche keinen Einfluss vom Hungern konstatieren und deswegen habe ich sie beiseite gelassen.

3) Im folgenden werde ich nun wegen Ersparung des Platzes und besserem Verständnisses die Puppen, welche aus hungernden Larven stammen, als H.-Puppe, jene, welche von gefütterten, als F.-Puppe bezeichnen.

Larven eine Beschleunigung ihrer Metamorphose, welche gegen die Metamorphose der gefütterten Larven 9 Tage beträgt.

10 Tage nach der letzten H.-Puppe erschienen während 7 Tagen fünf neue. Während nun die gefütterten Larven eine regelmäßige Verpuppung aufwiesen, trat bei den hungernden eine Unterbrechung in der Verpuppung ein. Außer einer H.-Larve, welche am 69. Tage zur Verpuppung gelangte, erschienen zwei neue H.-Puppen erst am 124. und 126. Tage, also nach einem Intervalle von 79 Tagen. Es waren also auch hier einige Larven in ihrer Metamorphose durch das Hungern beschleunigt, andere wieder verspätet.

Wie schon oben bemerkt wurde, kommen bei der dritten Serie ein wenig kompliziertere Verhältnisse vor, was vielleicht dadurch verursacht wurde, dass ich bei dieser Serie verhältnismäßig ältere Larven im Vergleich zu den ersten zwei Versuchen benützt habe. Wenn man die graphische Darstellung dieser Serie (Diagramm III) überblickt, so sieht man, dass, wie die Kreuzchen, so auch die Punkte sehr an der linken Seite angehäuft sind. Schon am ersten Tage erschien eine F.-Puppe und eine H.-Puppe. In diesem Falle kann man also von einer wörtlichen Beschleunigung der Metamorphose der hungernden Larven nicht sprechen, nämlich nicht im Sinne, dass die H.-Puppen früher als F.-Puppen vorkämen. Doch lässt sich auch hier eine Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern der Larven beweisen, nämlich dadurch, wenn man die Zahl der H.-Larven mit der Zahl der F.-Larven, welche in bestimmten Perioden sich in Puppen verwandelten, vergleicht. Führt man dies für fünftägige Perioden durch, so sieht man:

In ersten	fünf	Tagen	erschienen	3	F.-Puppen	und	6	H.-Puppen
„ zweiten	„	„	„	3	„	„	4	„
„ dritten	„	„	„	5	„	„	6	„
„ vierten	„	„	„	7	„	„	7	„
„ fünften	„	„	„	1	„	„	4	„
„ sechsten	„	„	„	3	„	„	6	„

Aus dieser Übersicht erkennt man, dass während der ersten 30 Tage in jeden 5 Tagen fast immer (bis auf einmal) mehr H.-Puppen erschienen als F.-Puppen, so dass diese Differenz nach 30 Tagen 11 Puppen betrug. Es zeigte sich also auch während dieses Versuches eine Beschleunigung der Metamorphose.

Fasst man nun die Ergebnisse aller drei Experimente zusammen, so sieht man, dass in allen die Verpuppung der hungernden Larven früher begann als die der gefütterten. Während nun bei den gefütterten Larven der Verpuppungsrhythmus ein ziemlich regelmäßiger ist, sieht man bei den hungernden Larven, wie besonders aus dem Diagramm I gut ersichtlich ist, dass bei ihnen erst nach 1 Woche häufigere Verpuppungen stattfinden, welche aber nach

2 Wochen zu Ende gehen. Dann erschien eine lange, verpuppungslose Periode, welche annähernd 80 Tage dauerte.

Oben habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Verteilung der H.-Puppen auf zwei Gruppen, von welchen die eine beschleunigt, die andere verspätet ist, darauf hinweist, dass bei einigen Larven unsere Versuchsserie das Hungern, was die Geschwindigkeit ihrer Metamorphose betrifft, eine positiv-katalytische, bei den anderen eine negativ-katalytische Einwirkung ausübt. Beachtet man nun, dass wir bei unseren Versuchen mit Larven experimentierten, welche im Alter differierten, wenn nicht erhebend, so lässt sich, glaube ich, die verschiedenartige Wirkung des Hungerns dadurch erklären, dass es in der Larvenentwickelung einen kritischen Punkt gibt; setzt man nun in die Hungerkultur Larven, welche diesen Punkt schon erreicht event. überschritten haben, dann wird ihre Metamorphose beschleunigt. Bei den Larven aber, welche diesen Punkt noch nicht erreicht haben, führt das Hungern nicht zur Beschleunigung, sondern zur Verspätung, bei noch jüngeren Larven zur totalen Verhinderung der Metamorphose, welche Larven dann zugrunde gehen.

Es scheint, dass ein solcher kritischer Punkt nicht nur bei der Metamorphose der Insekten eine Rolle spielt, sondern auch bei den anderen metamorphosierenden Tieren, z. B. Amphibien, bei welchen sich ebenso die Einwirkung der Nahrung vom Alter der Larven abhängig zu sein zeigte. Dies geht wenigstens aus den neuesten Versuchen Laufberger's (1913) hervor: dieser Forscher hatte gefunden, dass die Larven von Axolotl (*Amblystoma mexicanum*), welche sich schon über 10 Jahre als neotenische Formen im Aquarium fortpflanzten, durch den Genuss von Schilddrüse zur normalen Metamorphose veranlasst sein können. Dabei zeigte sich aber, dass die Wirkung der Schilddrüse nicht in jedem Stadium gleich günstig wirkte, sondern ein Optimum und ein Minimum zeigte, so dass sich Laufberger zum Schlusse seiner Abhandlung fragt: „in welchem Alter die Metamorphose (nämlich die durch den Genuss von Schilddrüse hervorgerufene) die leichteste ist?“ (S. 239).

Diese Annahme eines kritischen Punktes in der postembryonalen Entwickelung der Insekten, von dessen Erreichung das Resultat der Hungerwirkung und Ernährung auf die Metamorphose und morphogenetische Vorgänge abhängt, ist eine bloße Hypothese, ich glaube, aber eine gute Arbeitshypothese, weil sie einer exakten experimentellen Forschung zugänglich ist und sicher auch unterzogen sein wird. Ich selbst werde meine Versuche in dieser Richtung weiter fortsetzen, sobald ich geneigtes Material dazu bekommen werde.

Aber die Tatsache steht fest, dass die Metamorphose der Insekten durch das Hungern ihrer Larven beschleunigt

sein kann. Damit haben also die Angaben Pictet's eine Bestätigung entgegen den negativen Befunden von Kellog und Bell gefunden.

Eine ähnliche und interessante Parallele zu meinen Befunden bietet uns eine Angabe von Dewitz (1901). Dieser Forscher beobachtete, wenn man die Larven von *Lucilia caesar* und *Musca vomitoria*, welche kurz vor der Verpuppung stehen, in Sauerstoffmangel setzt, dass bei diesen sich eine Verspätung der Verpuppung zeigt. Vergleicht man diese Versuche mit unseren Hungerversuchen, so sieht man, dass in beiden Fällen die Larven hungerten, aber mit dem Unterschiede, dass im ersteren Falle dieses Hungern unter Sauerstoffmangel geschah, im zweiten unter freier Luftzufuhr. Weil nun alle morphogenetischen Vorgänge während der Insektenmetamorphose im Zusammenhange mit dem Stoffwechsel stehen, muss man diesen auch bei den Inanitionserscheinungen berücksichtigen. „Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeatmeten Sauerstoff besteht, welcher in der ausgeatmeten Kohlensäure größtenteils wieder erscheint" (Hermann, 1910, S. 664), ist die Beschleunigung der Metamorphose nicht nur von dem Hungern abhängig, sondern auch von genügender Zufuhr von Sauerstoff, mittels welchen sich die morphogenetischen Vorgänge vollziehen. Setzt man nun die Larven in Sauerstoffmangel, so werden die morphogenetischen Vorgänge in ihrem Verlaufe zurückgehalten, was eine Verspätung der ganzen Metamorphose zur Folge hat.

Wie schon oben bemerkt wurde, führt Barfurth die beschleunigende Einwirkung, welche das Hungern auf die Metamorphose ausübt, auf Beschleunigung der bei ihr vorkommenden Resorptionen der Gewebe zurück. Seine Ausführungen sind die folgenden (S. 28—29):

„Betrachtet man die Bauchseite einer Froschlarve einige Tage, nachdem die Hinterglieder vollständig entwickelt waren, so bemerkt man mit bloßem Auge oder der Lupe in der Gegend der Kiemenhöhle jederseits einen Hautwulst, unter dem beim Zappeln des Tieres eine lebhafte Bewegung stattfindet. Diese letztere geht aus von den Stummeln der Vorderg liedern, die die Haut vor sich her treiben und spannen. In weiteren Stadien sieht man dann beide Vorderglieder mit Füßen und Zehen vollständig entwickelt unter der Haut liegen. Zugleich ist die darüber gespannte Haut immer dünner geworden und überzieht schließlich die Vorderglieder nur noch wie ein zarter Schleier, der endlich von den Gliedern in früher beschriebener Weise durchbrochen wird. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die Glieder schon einige Zeit vollständig fertig sind, ehe sie die bedeckende Haut durchbrechen können. Dieser Durchbruch kann nun um so eher erfolgen, je schneller die Haut dünn wird und ihre Widerstandskraft verliert. Letzteres ge-

schieht nun dadurch, dass die Elemente der Cutis resorbiert werden, und weil diese Resorption bei fastenden Tieren naturgemäß schneller vor sich geht, so ist der Hunger die Ursache, dass die letzten Stadien der Verwandlung abgekürzt werden. So erklärt sich in einfachster Weise das Resultat meiner Versuche und die paradoxe Tatsache, dass der Hunger fördernd wirken kann."

Es scheint aber, dass der Vorgang dieser Beschleunigung nicht so einfach sein wird, wie Barfurth annimmt. Man muss betrachten, dass hier nicht nur eine Beschleunigung der Entwickelung äußerer morphologischer Merkmale, sondern auch der Entwickelung des ganzen Tieres, welche sich nicht in letzter Reihe durch Erreichung der Geschlechtsreife auszeichnet, stattfindet. Ob sich dies bei den Amphibien beobachten lässt, will ich nicht behaupten, aber bei den Insekten ist dies nötig anzunehmen, weil bei ihnen nach Przibram (1907 mit Werber) der erwachsene und vollkommene Zustand, welchen uns hier die Puppen und Imagen repräsentieren, immer mit der Geschlechtsreife in einem engen Zusammenhange steht. Deswegen findet hier nicht nur eine Beschleunigung der Metamorphose in rein morphologischem Sinne, sondern auch der Geschlechtsreife statt. Besonders klar war dieser Umstand bei den Versuchen Keller's (1887) an *Phylloxera vastatrix*, aus welchen hervorging, „dass eine systematische Hungerkur einen allgemeinen Übergang der noch nicht ausgewachsenen Wurzelläuse zur Folge hat, und das Auftreten der sexuierten Generation beschleunigt wird"[4]). Anders lässt sich diese Tatsache dadurch ausdrücken, dass das Hungern die Produktion der Geschlechtszellen früher anregt als es unter normalen Bedingungen der Fall ist.

Wenn wir nun die Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern in dieser Weise auffassen, dann finden wir zu dieser Erscheinung Parallelen und Analogien nicht nur unter den anderen, nicht-metamorphosierenden Tieren, sondern auch bei den Bakterien, Protozoen und Pilzen; endlich auch bei den höheren Pflanzen wurde von Klebs (1903) gezeigt, dass sich bei ihnen die Art der Fortpflanzung durch die Fütterung regulieren lässt.

Bei seinen Experimenten über Reduktionen konnte Schultz bei *Hydra* für die Geschlechtszellen nachweisen, „dass sie nicht nur bei voller Reduktion erhalten blieben, sondern sich sogar mächtig entwickelten, reife Samenzellen bildeten, und dies zu einer Zeit, als in der freien Natur die Individuen sich noch durch Knospung fortpflanzten. Hunger und Reduktion scheinen also nicht nur eine

4) Um dem möglichen Einwand, dass hier nur sterile Kunstprodukte erzeugt wurden, zu begegnen, bemerkt Keller ausdrücklich, dass dieser Einwand dadurch hinfällig wird, „dass in den Zuchtgefäßen bereits die Eier der Geschlechtsgeneration abgelegt wurden, welche sich vollkommen entwickelungsfähig erwiesen" (S. 587).

Reifung zu ermöglichen, sondern sie sogar anzuregen" (Schultz, 1908, S. 21—22). Zu diesem Befunde besitzen wir analoge Erscheinungen auch unter den höheren Tieren, nämlich den Vertebraten; als Beispiel kann nach Schultz „der normale monatelange Hunger des Lachses während der Reifung seiner Geschlechtszellen, die auf Kosten der Muskeln geschieht, der Parallele in Gadus saida zu haben scheint", angeführt werden. Weiterhin macht Schultz darauf aufmerksam, „dass die Brunstzeit fast aller Tiere auf das Frühjahr fällt, respektiv auf die Regenzeit, also nachdem die Tiere während des Winters- oder Trockenschlafes mehr oder weniger stark gehungert hatten" (S. 22).

Ähnliche Erscheinungen kann man auch bei den Bakterien beobachten. Es ist allgemein bekannt, dass bei ihnen die Sporenbildung „unter Bedingungen, die das vegetative Wachstum verlangsamen oder ganz hemmen", stattfindet. Es lässt sich deswegen die Sporenbildung „auch experimentell durch eine Verpflanzung der Bakterien von einem nahrungsreichen auf ein nahrungsarmes Substrat" hervorrufen (Child, 1911, S. 78). Auch die freilebenden Protozoen bilden die Sporen, „sobald die äußeren Bedingungen dem Wachstum ungünstig werden" (Child, S. 79).

Sehr interessante Versuche hat in dieser Richtung Klebs (1903) bei den Pilzen und auch höheren blühenden Pflanzen ausgeführt. Erstens stellte er für verschiedene, auf flüssigem Substrate wachsenden Pilzen fest, dass bei ihnen die Abnahme der organischen Nahrung die Bildung der Sporen zur Folge hat. Ähnliches zeigte sich auch bei den Pilzen, z. B. bei *Saprolegnia*. Später untersuchte Klebs, ob sich ähnliche Erscheinungen auch bei den höheren Pflanzen beweisen lassen. Seine Versuche blieben nicht erfolglos. Es gelang ihm zu finden, dass auch bei diesen die Art der Fortpflanzung nur von der Ernährung abhängt: bei schlecht gefütterten Exemplaren zeigte sich die Blüte früher als gewöhnlich, durch reichliche Ernährung konnte bei ihr die Blütenbildung gehindert und die Pflanzen zur vegetativen Fortpflanzung gezwungen werden. Ja auch die schon angelegten Fortpflanzungsorgane zur Geschlechtsvermehrung können durch Wiederzufuhr von Nahrung „zur Rückbildung gezwungen werden, und auch Blütentriebe kann man wieder zum Rückschlag in Vegetation veranlassen" (Driesch, 1905, S. 706).

Wenn man nun alle angeführten Tatsachen betrachtet, so überzeugt man sich, dass sie nicht durch so einfache Vorgänge, wie die Resorption oder ähnliches, erklärt werden können. Die Resorption kann bei einigen von ihnen — Barfurth hat dies wenigstens für die Kaulquappen sehr überzeugend gezeigt — eine Rolle mit spielen, aber der gemeinsame Grund für solche Erscheinungen, wie bei den Tieren, so auch bei den Bakterien, Pilzen und Pflanzen wird sicher tiefer liegen.

Aus den angeführten Tatsachen geht hervor, dass die Bildung der Geschlechtszellen dann stattfindet, wenn die äußeren Bedingungen dem Wachstum oder breiter gefasst, dem normalen Stoffwechsel ungünstig sind. Weil nun mittels des regelmäßigen Stoffwechsels das Leben des Individuums bedingt ist, kann man sagen, dass die Produktion von Geschlechtszellen unter solchen Bedingungen hervorgerufen wird, welche das Leben des Individuums bedrohen.

In jedem Lebewesen gibt es zwei Grundinstinkte: erstens sich selbst zu erhalten, zweitens die Art zu erhalten. Zur Selbsterhaltung dient dem Organismus die Ernährung und der daran anschließende Stoffwechsel, zur Erhaltung der Art die Produktion von Geschlechtszellen, seien dies Sporen oder Spermatozoiden und Eier. Die Selbsterhaltung dient dem Organismus zur Erfüllung seiner persönlichen Aufgabe. Der Begriff „persönliche Aufgabe des Organismus ist in keinem metaphysisch-teleologischen Sinne zu verstehen; ich meine damit etwas ähnliches wie die Wirkung, welche der Organismus auf die umgebende Außenwelt ausübt, seine Funktion als eines Differentialen im Wesen des Ganzen. Ob solche Funktion des Organismus einer rein mechanischen oder vitalisch-zweckmäßigen Natur ist, ist eine andere Frage.

Außer der Erfüllung seiner persönlichen Aufgabe hat jeder Organismus noch die Aufgabe, Nachkommen zu produzieren. Die Erfüllung der persönlichen Aufgabe hat für den Organismus nur individuelle Bedeutung, die Produzierung der Nachkommenschaft aber Bedeutung für die ganze Art.

Wird durch ungünstige Bedingungen, wie z. B. Hungern, das Leben des Individuums bedroht, so tritt die zweite Aufgabe in den Vordergrund, durch Entwickelung und Reife der Geschlechtsprodukte, um die Existenz der Art zu sichern. Von diesem Gesichtspunkt aus erweist sich die Beschleunigung der Metamorphose und damit auch der Geschlechtsreife durch das Hungern als eine zweckmäßige Reaktion des Organismus im Interesse der Erhaltung der Art.

Im Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

Bardier, E.: Inanition. Dans „Dictionnaire de physiologie" par Charles Richet. Premier fascicule du tome IX. — Paris, F. Alcan.

Barfurth, D.: Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. — Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 29. **1887.**

— Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur. — Ebenda. **1887.**

Dewitz, J.: Verhinderung der Verpuppung bei Insektenlarven. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 11. **1901.**

Driesch, H.: Die Entwickelungsphysiologie von 1902—1905. Sonderabdruck aus „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausgeg. von F. Merkel und R. Bonnet. XIV. Bd. Wiesbaden, J. F. Bergmann. **1905.**

Hermann, L.: Lehrbuch der Physiologie. 14., umgearbeitete und vermehrte Auflage. Berlin **1910**.
von Chauvin, Marie: Über Verwandlung der mexikanischen Axolotl in Amblystoma. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 27. **1876**.
Child, Ch. M.: Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. — Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organ. Heft XI. Leipzig, Engelmann. **1911**.
Kammerer, P.: Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus* Laur. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 33. **1912**.
Keller, C.: Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*. — Zoolog. Anzeiger. Bd. 10. **1887**.
Kellog, V. L. Bell, R. G.: Notes on Insect Bionomics. — Journ. of exper. Zoologie. 1. **1904**.
Klebs, G.: Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena **1903**.
Laufberger, V.: O vzbuzení metamorfosy axolotlů krmením žlazou štítnou. — Biologiché Listy. Roč. II. **1913**.
Luciani, L.: Physiologie des Menschen. Deutsche Ausgabe. II. Bd. Jena, Fischer. **1906**.
Morgulis, Serg.: Studien über Inanition in ihrer Bedeutung für das Wachstumsproblem. II. Experimente an *Triton cristatus*. — Arch. f. Entw.-Mech d. Organ. Bd. 34. **1912**.
Nußbaum, J. und Oxner, M.: Studien über Einwirkung des Hungers auf den Organismus der Nemertinen. I. Teil. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 34. **1912**.
Pictet, A.: Des Variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. Comt. rendu. VI. Kongr. intern. de Zoologie. Genève. **1904**.
Powers, J. H.: The causes of acceleration and retard in the metamorphosis of *Amblystoma tigrinum*; a preliminary report. — American Maturalist. 37. **1903**.
Przibram, H. und Weber, E. J.: Regenerationsversuche allgemeinerer Bedeutung bei Borstenschwänzen (*Lepismatidae*). — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 23. **1907**.
Schultz, Eug.: Über umkehrbare Entwickelungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. — Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organ. Heft IV. Leipzig, Engelmann. **1908**.
Weismann, Aug.: Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. **1866**.

Formica fusca picea eine Moorameise.

Von **W. Bönner S. J.** (Charlottenlund, Dänemark).

Mit Schlussbemerkung

von **E. Wasmann S. J.** (Valkenburg, Holland).

(Mit 6 Figuren.)

Am 9. September 1912 fand ich im Torfmoor (Sphagnum) des Lyngbysees, 2 Stunden von Kopenhagen, eine mir bis dahin unbekannte Ameise mit eigentümlichen Nestbau, die ich nach André als *Formica gagates* bestimmte. Am 28. Juli 1913 besuchte ich das Moor abermals in Begleitung von P. Wasmann, dem ich im Jahr zuvor einige Arbeiterinnen und Königinnen zugeschickt hatte.

P. Wasmann fand seine Vermutung bestätigt, dass es sich hier nicht um *Formica gagates* Ltr., sondern um *Formica picea* Nyl. handle. Im folgenden soll nun an der Hand der Literatur und des Beobachtungsmaterials, das auf häufigen Exkursionen und beim Studium der künstlichen Beobachtungsnester gesammelt wurde, ein neuer Beleg für die Ansicht Emery's erbracht werden, dass *Formica picea* Nyl. keineswegs identisch ist mit *Formica gagates* Ltr., wie G. Mayr annahm, sondern sich sowohl morphologisch als vor allem auch biologisch sehr gut von ihr unterscheiden lässt. Sie bietet gerade ein gutes Beispiel dafür, welche wichtige Fingerzeige die Biologie auch in systematischer Hinsicht geben kann.

Von den beiden in Frage kommenden Ameisen wurde zuerst *Formica gagates* von Latreille schon 1798 und abermals 1802 beschrieben und benannt. Nach der späteren Arbeit lautet seine kurze Diagnose der Arbeiterin: „Nigra, nitida, elongata, antennis castaneis, squama magna, ovata, margine supero medio elevato, truncato, subbidentato. Long. 6 mm." Diese Diagnose bietet außer der bei den Ameisen nicht sehr maßgebenden Farbe nur den Glanz und die Morphologie der Schuppe und ist somit etwas mager. Ich hebe deshalb aus der längeren Beschreibung, die er beifügt, das folgende als wichtig hervor: „Sehr wenig anliegend behaart, ausgenommen der Hinterleib. Die Antennen rotbraun, nur die Enden schwärzlich, Beingelenke etwas rötlich; Tarsen undeutlich rötlich. Diese Art hat ihr Nest am Fuße von Bäumen." 1836 übernimmt Lepeletier Name und Beschreibung für *Formica gagates*.

Diese Bestimmungen waren Nylander selbstverständlich bekannt, als er 1846 seine Art *Formica picea* aufstellte. Er weist oft auf Latreille hin und bestimmt auch andere Arten wie *Camponotus ligniperda* und *Lasius fuliginosus* nach ihm. Sein Material ließ also eine Identifikation mit *Formica gagates* Latr. nicht zu. Die Diagnose der Arbeiterin seiner neuen Art lautet: „Operaria picea-nigra, nitidissima, mandibulis, antennis pedibusque piceis, ocellis minutis, squama subtriangulariter rotundata, abdomine albo-pilosulo." Aus der ausführlicheren Beschreibung füge ich hinzu: Long. 2 Lin. (4,52 mm). Nigra tota, mandibulis tantum et antennis piceo-rufescentibus, geniculis et tarsis rufescentibus, tibiis femoribusque interdum eiusdem fere coloris. Area frontalis nitore reliquarum partium capitis. Squama supra subtruncata vel margine convexiusculo. Abdomen nitidissimum nigrum (nitore cinereo-sericeo ne minime quidem). — Huius speciei neglectae hucusque tantum operariam parcius in sphagnosis ad Helsingfors et Uleåborg inveni . . . diffusa igitur (der eine Fundort liegt an der Süd-, der andere an der Nordküste Finnlands, ungefähr 400 km voneinander entfernt) saltem per totam patriam (Finnland) videtur.

Diese Diagnose Nylander's hebt offenbar mit Absicht eine Anzahl Unterschiede zwischen der neuen Art und *Formica gagates* Latr. äußerst scharf hervor. Während *gagates* an den Stellen, wo das Schwarz heller wird, ins Braunrote (Kastanienbraun) übergeht, geht *picea* ins Gelbrote (rufescens) über. Der Hinterleib von *gagates* ist deutlicher pubeszierend als der Vorderleib, der Hinterleib von *picea* ist stärker glänzend und weist nach Nylander keine Spur von Seidenglanz auf. *Gagates* ist nur nitida, *picea* nitidissima; damit hängt zusammen, dass bei *gagates* das Stirnfeld glänzend, bei *picea* aber, da das ganze Tier mehr glänzt als *gagates*, nicht glänzender als seine Umgebung ist. Die Schuppe von *gagates* ist flach oder etwas eingekerbt, die von *picea* flach oder etwas ausgerandet. *Formica gagates* lebt am Fuß von Bäumen im südlichen Frankreich, *picea* im Sphagnum-Moor von Finnland. Alles Unterschiedsmerkmale, die wohl erlauben, eine getrennte Rasse aufzustellen, wenn man sie an vorliegenden Exemplaren prüft und zusammenfasst. Aber daran fehlte es.

Wenige Forscher hatten Gelegenheit, beide Rassen zur Vergleichung vor sich zu haben. Und wenn auch die beiden Rassen, wie aus später zu erwähnenden Funden hervorgeht, in einzelnen Teilen Deutschlands nebeneinander vorzukommen scheinen, so fanden die Forscher, die dort arbeiteten, doch erst spät die ausgeprägte Form von *picea*, da man nicht leicht versucht ist, in wasserdurchtränkten Torfmooren nach Ameisen zu suchen. Infolgedessen sind beide Formen oft vereinigt oder verwechselt worden.

Nylander selbst brachte zuerst Neues über *picea*. Gemäß seiner Arbeit 1856 (II.) fand er sie in seiner Heimat im nördlichen Osteobottnien in Kuusamo (ca. 100 km nordöstlich von Uleåborg) abermals in sphagnosis, aber auch diesmal nur einzelne Arbeiterinnen.

Förster übernahm zuerst 1850 den Namen *picea*. In seiner Beschreibung der Arbeiterinnen, die ihm allein zur Verfügung standen, nimmt er das meiste wörtlich von Nylander herüber und fügt nur wenig Neues hinzu. So hebt er deutlicher die doppelte Behaarung hervor: zahlreiche, weißliche, kurze, anliegende Härchen, die den sehr schwachen Seidenschimmer hervorrufen, und längere, goldgelbe abstehende Haarborsten, die nur auf dem Mesonotum und Epinotum fehlen. Seine Exemplare wurden in der Nähe von Aachen mit dem Schöpfer gefangen. Näheres weiß er nicht. *Formica gagates* Latr. hat er nicht gefunden; er verweist nur auf den Nomenclator entomologicus von Herrich-Schäfer, wo *gagates* Latr. mit *picea* Nyl. in Klammern und dem Fundort Regensburg aufgeführt wird.

1852 gibt Schenk ein Verzeichnis der Nassauischen Ameisen. *Formica gagates* Latr. und *Formica picea* fehlen. Er kennt sie für

Deutschland nur aus den erwähnten Arbeiten von Herrich-Schäfer und Förster.

Seine Arbeit ist für ein halbes Jahrhundert die letzte, in der die beiden Rassen getrennt werden. In den im übrigen ausgezeichneten „Formicina austriaca" vereinigt Mayr 1855 die beiden Rassen unter dem älteren Namen *Formica gagates* Latr. Die Literatur, auf die sich Mayr u. a. bei seiner Diagnose stützt, verzeichnet außer den bisher angeführten Werken auch Losana, 1834 und Schilling, 1838. Losana beschreibt jedoch am angeführten Ort *Camponotus lateralis*, und Schilling beschreibt unter dem Namen *Formica capsincola*, wie Roger in seiner Abhandlung in der Berliner entomologischen Zeitschrift (1857, p. 17) mit großer Wahrscheinlichkeit nachgewiesen hat, *Lasius fuliginosus*. Mayr musste also, wenn er allem gerecht werden wollte, eine Diagnose aufstellen, die sich zur Not auf alle mittelgroßen, schwarzen Ameisen der Gattungen *Camponotus*, *Formica* und *Lasius* anwenden ließ. Losana und Schilling stützten sich bei ihren Arbeiten auf Latreille, und so wurde Mayr ein Opfer der gleichen Weitläufigkeit des verdienten Verfassers, über die er selbst an anderer Stelle klagt: „Die Nuancen der Farben, die eben bei den Ameisen einen so untergeordneten Charakter abgeben, werden mit großer Genauigkeit angegeben, die Form der einzelnen Teile wird fast gar nicht berücksichtigt; so ist man in manchen Fällen nicht imstande, die von ihm beschriebene Art zu erkennen." Dementsprechend ist nun auch die Mayr'sche Bestimmung von *„gagates"* unklar und irreführend. Er war sich der Schwierigkeit wohl auch etwas bewusst, als er schrieb: „Es dürfte mancher Entomolog ein Bedenken haben, dass ich die *Formica gagates* Ltr. mit der *Formica picea* Nyl. vereinigte, zweifelsohne sind aber diese zwei Arten synonym; denn der bisherige Anstoß war, dass Latreille von einer zweizähnigen Schuppe bei der *Formica gagates* spricht; er sagt nämlich in der Hist. nat. Fourm. p. 139 beim Arbeiter: „L'écaille est grande ovée, le bord supérieur est tronqué au milieu, cette partie paraît plus élevée, et un peu bidentée." Beim Weibchen sagt er: „L'écaille est grande, ovée, le bord supérieur semble offrir trois côtés, dont celui du milieu un peu échancré et comme bidenté." Latreille hatte jedenfalls solche Arbeiter zur Untersuchung, deren Schuppe stark eingeschnitten war, ebenso war es beim Weibchen der Fall, bei dem es noch wahrscheinlicher, indem ich sogar oben Weibchen mit großem, spitzen Zahn beschrieb." Bei der Mangelhaftigkeit der meisten damaligen Beschreibungen konnte sich Mayr nicht so auf die einzelnen Angaben verlassen, wie wir es heute meist können. Tatsache aber ist, dass bei *gagates* die Schuppe niemals in einer Wölbung nach oben abgerundet ist, wie *picea* es oft hat, sondern, wenn sie nicht oben gerade abgeschnitten, was das Seltenere ist,

mehr oder weniger deutliche Einsenkungen und Einschnitte trägt. Für die Schuppenbildung bei den Königinnen beider Rassen werden sich aber sicher Übergänge finden. Mayr's Vorgehen ist um so erklärlicher, als sowohl seine Autoren wie er selbst auf den typischen Unterschied in der Ausbildung des Epinotum nicht aufmerksam wurden. Über die Biologie weiß Mayr nicht mehr, als wir bereits hörten; er fand die Ameisen meist auf Eichen, seltener auf anderen Pflanzen, hin- und herlaufen, um sich den Zuckersaft der Blattläuse zu holen. Trotz eifrigen Suchens konnte er nie ein Nest finden. Die etwas rätselhaften Schilderungen Schilling's über seine *Formica capsincola*-Nester, die Mayr anführt, sind natürlich nach dem oben Gesagten zu streichen.

Auf Mayr gestützt hat man nun bis 1909 alle glänzenden, schwarzen Formica mit glattem Stirnfeld als *Formica gagates* Latr. bestimmt; denn Mayr's Formicina austriaca waren für die damalige Ameisenkunde ein epochemachendes Werk und blieben auch bis zum Erscheinen der Forel'schen Fourmis de la Suisse 1874 die reichhaltigste und grundlegendste Arbeit.

Emery war meines Wissens der erste, der 1909 auf den Irrtum Mayr's aufmerksam machte, und zwar, wenn man aus den Literaturangaben schließen darf, veranlasst durch die zahlreichen, typischen *picea*-Exemplare, die ihm im Original oder in Beschreibung aus den nördlichen Teilen des europäischen und asiatischen Russland vorlagen. Von dort berichtete Ruzsky 1905 über *Formica gagates* Latr., Nassonow beschrieb schon 1899 eine neue *Formica transkaucasica* und Forel beschrieb 1907 die *varietas filchneri* von der Subsp. *gagates* Latr. der Spezies *fusca* L. aus Santschön in China. Alle diese Bestimmungen fasst Emery, indem er auf die Arbeit Nylander's 1846[1]) zurückgeht, als Rasse *Formica fusca picea* zusammen. Als einziges konstantes Unterscheidungsmerkmal der beiden Rassen gibt er an:

gagates: Epinotum im Profil abgerundet, ohne deutlichem Winkel zwischen basalem und abschüssigem Teil (s. Fig. 3, *ep.*).

picea: Epinotum bildet einen im Profil zwar abgerundeten, aber doch recht deutlichen Winkel (s. Fig. 1, *ep.*).

Tatsächlich lässt sich auch dieser Unterschied leicht und sicher bei den mir vorliegenden Exemplaren feststellen.

Im gleichen Jahre 1909 stellte Bondroit, auf neues Material gestützt, aber mit Rücksicht auf das gleiche morphologische Unterscheidungsmerkmal, eine Verschiedenheit der Rassen fest; 1911 schloss sich Reichensperger (abermals mit neuen Fundorten für *picea*) der Unterscheidung an.

1) In dem Zitat dieser Arbeit muss es bei Emery heissen: „Acta Soc. sc. Fennicae" statt „Formicae".

Ich bin nun in der Lage, auf Grund des reichen Materiales, das mir zur Verfügung steht, über die Morphologie und vor allem die Biologie von *Formica fusca picea* Nyl. einige Angaben machen zu können. Ich will dies tun, bevor ich daran gehe, auf die einzelnen zweifelhaften Bestimmungen von *Formica gagates* Latr. aufmerksam zu machen, um so zur Begrenzung des Verbreitungsgebietes beider Rassen behilflich zu sein, da gerade die eigentümlichen biologischen Verhältnisse in einzelnen Fällen Aufschluss geben können, um welche Rasse es sich bei den betreffenden Angaben handelt.

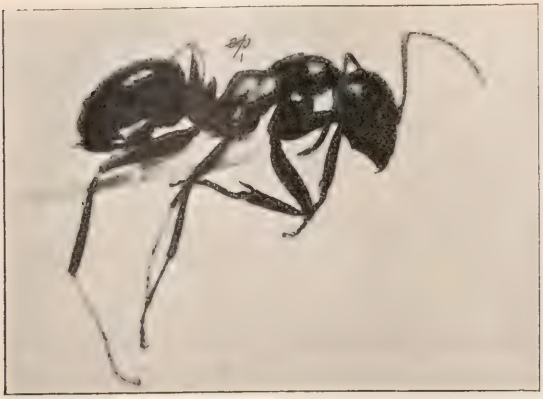


Fig. 1. *Formica picea* Nyl., Arbeiterin (10/1). *ep.* = Epinotum. (Lyngbymoor.)

Fig. 2. *Formica picea* Nyl., Weibchen (6/1). (Lyngbymoor.)

Fig. 3. *Formica gagates* Nyl., Arbeiterin (10/1). *ep.* = Epinotum. (Gardone.)

Formica fusca picea Nyl. (Fig. 1 u. 2).

♀ (Fig. 1). Länge 4—6,5 mm[2]). Schlank (schlanker als *gagates*). Ganz schwarz und stark glänzend, außer Mandibeln, Antennen und Oberschenkel, die etwas bräunlicher und matter, und Unterschenkel und Tarsen, die meist bräunlich-rotgelb und matter sind. Behaarung doppelt: Kurze, anliegende weißliche Härchen sind über den ganzen Körper verbreitet und rufen stellenweise schwachen Seidenschimmer hervor, besonders an den Seiten des Meso-

2) Bei *gagates* hingegen erreichen die größten Arbeiterinnen 7,5 mm (nach Emery).

und Metanotums. (Im allgemeinen ist diese anliegende Behaarung noch schwächer als bei *gagates* (Fig. 3), besonders schwach auf dem Hinterleib). Längere, abstehende, goldgelbe Haarborsten auf dem ganzen Körper mit Ausnahme des Meso- und Epinotums. (Im allgemeinen ist diese abstehende Behaarung stärker als bei *gagates*.) Stirnfeld deutlich begrenzt, glänzt so stark als seine Umgebung. Schuppe nach oben etwas breiter werdend und von der breitesten Stelle halbkreisförmig oder flacher abgerundet, nur bei ganz einzelnen sehr großen Exemplaren die Spur einer Kerbe. Epinotum bildet im Profil einen zwar abgerundeten, aber deutlich sichtbaren Winkel. Auf der Unterseite des Kopfes häufig 2—3 Borsten.

♀ (Fig. 2). Länge meist 9 mm. Plumper, nur selten schlankere Exemplare, die dann auch etwas kleiner sind. Stark glänzend. Vollständig schwarz mit Ausnahme von Tibien und Tarsen, die immer, und Mandibeln und Fühlerschaft, die durchscheinend etwas braunrot sind. Goldgelbe Behaarung auf allen Körperteilen mit Einschluss des Epinotums, der Schuppe und der Unterseite des Kopfes, wo überall stets einzelne Haarborsten zu finden sind; von den Oberschenkeln abwärts beginnen die Haarborsten braunrot zu werden. Anliegende, kurze Behaarung schwach aber deutlich überall zu finden mit Ausnahme eines Mittelfleckes auf der Rückseite des Epinotums und der Schuppe. Schuppe hoch, Rückseite steil abfallend, Vorderseite gewölbt und oben mit der Rückseite in eine sehr scharfe Schneide auslaufend, aber meist an dieser oder jener Stelle mit kleinen Einschnitten versehen ist, gleichsam als wären aus der scharfen Schneide kleine Stückchen herausgebrochen. Stirnfeld kaum mehr glänzend als seine Umgebung. Flügel kaum rauchiger als bei *fusca* in specie.

♂. Länge 9—10 mm. Schwarz. Flügel etwas rauchiger als beim Weibchen. Beine von der Mitte des Oberschenkels an und die Genitalien gelb; die letzten zwei Tarsenglieder aber wieder dunkler. Augen und Ocellen groß. Schuppe niedrig, dick und stumpf, oft oben mit einer Einsenkung. Anliegende, kurze Behaarung besonders auf Kopf und Thorax stark, deshalb dort kaum glänzend. Längere, abstehende Behaarung kürzer als beim Weibchen, auf dem Kopf gelb, auf dem Thorax braun; im ganzen spärlicher und auf dem Hinterleib fast fehlend. Hinterleib walzenförmig und stärker glänzend als die übrigen Körperteile.

Ich glaube, dass diese Beschreibung nur auf die typischen Exemplare der Moorameise *Formica picea* passt; sowohl in Behaarung als in Färbung gibt es verschiedene Übergänge. So liegen mir Arbeiterinnen aus der Heerler Heide (Holland. L.) vor, die bedeutend bräunlicher sind und deren kurze Behaarung stärker und deren längere schwächer ist[3]).

3) Ich habe eine Anzahl Arbeiterinnen aus demselben Neste von der Heerler Heide (in meiner Sammlung) verglichen. Die hellere Färbung der oben von Bönner

Die so beschriebene Ameise fand ich, wie schon gesagt, am 9. September 1912. Man hatte mir erzählt, in jenem Torfmoor lebten Ameisen, die aus Sphagnumblättchen weiße Hügel bauten. Der schmale Zugang zum Moor ist ein künstlicher Pfad, rechts und links vom Wasser eingesäumt und überdacht von Birken- und Buchengesträuch, deren Wurzeln unter der Wasserfläche verankert sind. Um zu den Nestern zu gelangen, mussten wir mit bloßen Füßen ins Moor hineinwaten, wobei uns das Wasser bei jedem Schritt bis über die Knöchel stieg; blieben wir stehen, so sanken wir noch tiefer. Dort, wo die meisten weißen Kuppeln emporragten, konnten wir gut stehen, aber wir standen im Wasser, und wer sich aus Versehen kniete, kniete im Wasser. Dort, wo es so trocken war, dass Birkensträucher Wurzel fassen konnten, waren keine Nester; vielleicht, um nicht in den Schatten zu kommen, vielleicht aber auch, um das nasse Sphagnum nicht zu missen. Meist lagen die Nester 2—3 m vom Gesträuch. Dort, wo das Moor, das weiter nach der Mitte zu in den Lyngbysee übergeht, so nass wurde, dass man rasch tiefer sank und sich entfernen musste, waren keine Nester, außer wenn einige trockenere, höhere Partien inselartig darin zerstreut waren, die dann oft mit einer Nestkuppel geschmückt waren. Hier fand ich das volkreichste und größte Nest von $^1/_2$ qm Größe.

Wenn man die feinen, weißgrauen Nestkuppeln (s. Fig. 4 – 6), die aus trockenen, zusammengeklebten Sphagnum-Blättern und -Stengeln bestehen, mit leiser Berührung auseinanderriss, stürzte meist eine ganze Schar kleiner schwarzer Ameisen hervor und kletterten an den nächsten Gras- und Vaccinium-Stengeln empor. Die Bewegungen waren lebhaft und wild. Beim ersten Anblick dachte man an alles andere als an *fusca*, dafür waren sie zu klein, zu schlank und zu glänzend und wohl auch zu mutig; man dachte eher an *Tapinoma erraticum* oder an dunkle, große *Lasius niger*. Setzte man das Zerstörungswerk etwas länger fort, so gaben die Ameisen die hoffnungslose Verteidigung auf und versteckten sich zu zwei oder drei unter Blättern und Stengeln, wo sie regungslos und zusammengekauert hockten, um schleunigst weiter zu flüchten, wenn ihr Versteck entdeckt wurde. Mit der Entfernung der Nestkuppel hatte ich meist auch einen Einblick in die ganze oberste Nestkammer des Baues

erwähnten Exemplare beruht wohl nur auf mangelhafter Ausfärbung der Individuen. Unter meinen sind auch ganz schwarze, hierin typische, neben solchen mit bräunlichem Anflug des Thorax oder auch des Hinterleibes (solche Exemplare finde ich auch unter jenen vom belgischen Venn und sogar unter den dänischen von Lyngby). Übereinstimmend mit Bönner's Bemerkung ergibt sich jedoch, dass die Heerler *picea* eine etwas deutlichere seidenartige Pubeszenz des Thorax und eine spärlichere, kürzere Beborstung des fast spiegelglatten Hinterleibs haben. Eine eigene Varietät will ich hierauf nicht gründen, da die Unterschiede zu gering sind und auch Übergänge sich zeigen (E. Wasmann).

gewonnen. Hier lagen wie unter den Glasscheiben eines Treibhausbeetes Kokons und seltener Larven in Haufen aufgespeichert, von einzelnen Ameisen besorgt und gepflegt. Da es gewöhnlich warme

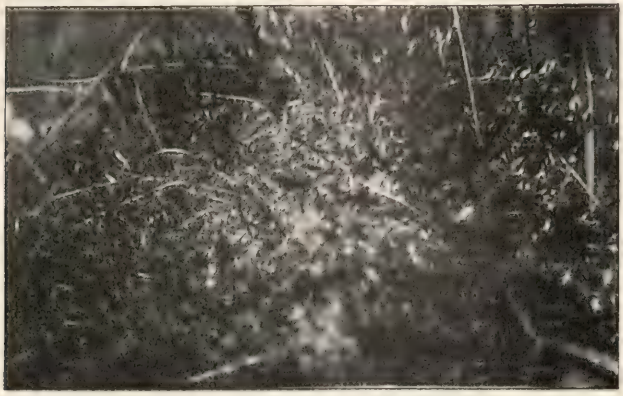


Fig. 4. Kuppelnest von *F. picea* (1/4). Lyngbymoor bei Kopenhagen.

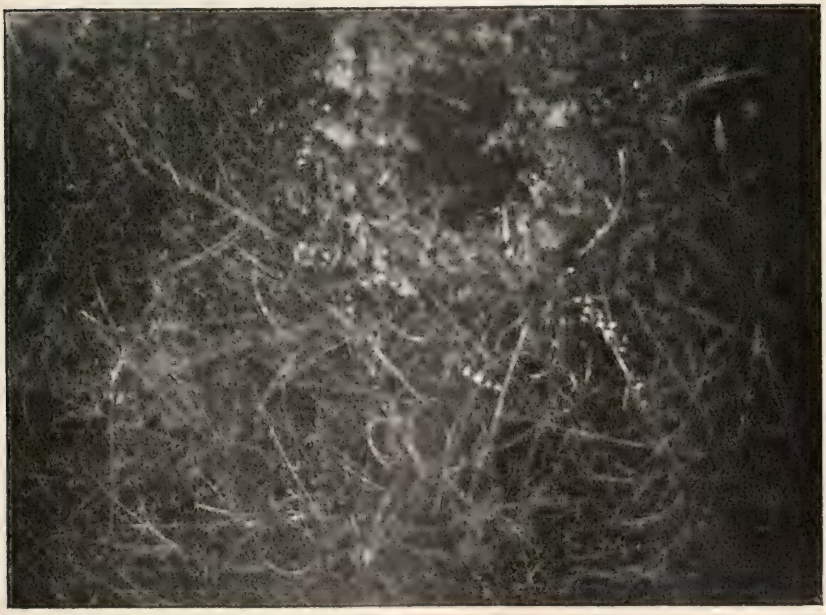


Fig. 5. Etwas größeres Nest, die Kuppel gewaltsam geöffnet (1/5).

Sommertage waren, wenn ich das Moor besuchte, fand ich meist auch die übrigen Mitglieder der Kolonie, die gerade zu Hause waren, zur Mehrzahl hier oben versammelt. Ich fand Kuppeln von der Größe eines Tennisballes bis zur Größe des obigen Riesen-

nestes von $^1/_2$ qm. Wenn die Nester klein waren, konnte ich mit einem raschen Griff, indem ich die Finger von oben an den Rändern der meist rundlichen Kuppel in das Moos steckte, zusammenballte und herauszog, das ganze Nest in meinen Besitz bringen. Anders als auf diese Weise kann man den Nestinhalt kaum vollständig bekommen; denn nach unten haben die Nester unendlich viele Ausgänge, sie verlaufen einfach im Sphagnum. Es wäre übrigens falsch, anzunehmen, jedes Nest habe eine Kuppel, ich fand Nester, die vollständig ohne Oberbau waren, fand in ihnen aber nie Brut und Geschlechtstiere.

Fig. 6. Nestkuppel von *F. picea*, vom Unterbau abgehoben (1/2). (Lyngbymoor.)

Das Innere der Nester besteht aus verhältnismäßig weiten $^3/_4$—1 cm breiten und hohen Gängen, die anscheinend, ohne in besondere Kammern zu münden, regellos durcheinander laufen. Der einzige Versammlungsraum scheint die flache Kammer unter dem weißen Sonnendach zu sein. Die Nester gleichen im Innern ganz einem mit Wasser durchtränkten, großlöcherigen Schwamm, nur ist das Material, nasse, abgestorbene Sphagnum-Blätter, etwas dunkler. Diese Masse ist auch weich wie ein Schwamm und lässt sich durch schwachen Druck zusammenballen, so dass Wasser herausläuft. Nur die allerobersten Teile, d. h. die Kammer unter der Kuppel und die Anfänge der einmündenden Gänge sind trockener. Die meisten

Nester haben mittlere Größe von 1—2 dm im Durchmesser. Ihre Kuppel lässt sich leicht mit der ausgestreckten Hand überspannen, von der Kuppel bis zu den untersten Gängen messen sie dann kaum mehr als 10—12 cm, größere Nester auch wohl bis 25 cm, immer aber war 5—7 cm unterhalb der tiefsten Gänge das Moorwasser. Die Nester gingen also nicht bis unmittelbar auf die Wasserfläche; wohl schon deshalb nicht, weil das Wasser steigt und sinkt. Die Bauten sind aber noch immer so nass, dass aus den unteren Partien des herausgerissenen Nestes das Wasser von selbst heraustropft und bei einigem Druck herausfließt. Das fettige, glänzende, chitinöse Kleid der Ameise, das vom Wasser nicht benetzt wird, ist für diesen Aufenthalt ganz passend.

Geflügelte Weibchen und Männchen habe ich im Juli und August gefunden; früher war ich nie dort. Zu dieser Zeit fand ich aber selten mehr Kokons von Geschlechtstieren vor, meist nur noch von Arbeiterinnen. Im September fand ich keine geflügelten Exemplare. Die Puppen haben gewöhnlich Kokons, in den späten Monaten von September an fehlen sie oft. In Nestern, wo ich ziemlich sicher war, den ganzen Inhalt zu haben, und wo ich geflügelte Geschlechtstiere traf, war die Zahl der Weibchen immer bedeutend größer als die der Männchen. Die Höchstzahl der geflügelten Männchen war vier, in dem gleichen Neste waren wenigstens ein Dutzend geflügelter Weibchen. Die Höchstzahl der in einem Nest gefangenen ungeflügelten Weibchen war sechs; größere Nester haben vielleicht noch mehr, da das betreffende Nest kaum mittlere Größe hatte. Die Zahl der Arbeiterinnen schwankt zwischen 50 und einigen Tausend, in den meisten Nestern sind es 6—800.

Die Zahl der Nester, die ich hier auf einem Gebiet von ca. 200 m Länge und ca. 80 m Breite zusammen fand, betrug wenigstens 150, wahrscheinlich sogar einige Hundert. Oft lagen im Umkreis von mehreren Metern ein Dutzend. Inwieweit diese Nester Kolonien bilden, konnte ich noch nicht feststellen. Sicherlich bilden sie nicht nur eine Kolonie; wie die Beobachtungen an künstlichen Nestern zeigten, wurden Arbeiterinnen und Königinnen, die ich aus fremden Nestern in schon bewohnte Beobachtungsnester brachte, regelmäßig getötet und zum Abfall getragen. Dagegen bildeten die Insassen von 10—12 Nestern, die ich zu Hause untersuchte und nachher auf Sumpfboden samt allem Nestmaterial zusammenschüttete, ein gemeinsames großes Nest.

Ich sah häufig, dass die Nestkuppeln von Grasstengeln durchwachsen und überragt waren; anfangs dachte ich, es diene dies zur Befestigung der Kuppel, wie man es ja häufig bei *Lasius niger* und *flavus* sieht; später lernte ich noch einen anderen Grund kennen. Ich nahm ein ganzes Nest mit Kuppel, Gängen, Gras und Moos mit nach Hause und setzte es in ein Beobachtungsglas. Am besten

eignet sich dazu ein 25 cm hohes, 5—6 cm breites und ebenso langes, viereckiges Glasgefäß mit dünnen, ebenen Wänden, durch die man eventuell auch mit der Lupe hindurchsehen kann. Oben schließt ein Holzrahmen ab, der zum Teil mit Drahtgeflecht ausgefüllt ist, zum Teil mit einem Brettchen, das Löcher mit Röhrchen für Abfall- und Experimentierglas trägt. Den Boden eines solchen Glases füllte ich 1—2 cm hoch mit Wasser und setzte dann das ganze mitgebrachte Nest in der natürlichen, aufrechten Stellung hinein. In diesem Beobachtungsnest sah ich nun die Ameisen nach einigen Tagen um zahlreiche schwarze Blattläuse gelagert, die in die unteren Teile der Grasstengel ihre Saugrüssel gesenkt hatten. Das Betrillern der Blattläuse mit den Fühlern war ganz so, wie man es bei *Lasius* so oft Gelegenheit hat zu beobachten, und wenn ich nie sah, dass sie den Blattläusen den klaren Nährtropfen abnahmen, so ist das vielleicht dem Umstand zuzuschreiben, dass diese in den wurzellosen Grasstengeln selbst nicht allzuviel Nahrung fanden. Nach 2—3 Wochen gingen alle Blattläuse zugrunde.

Gegen die Erhellung des Nestes ist *Formica picea* nicht so empfindlich wie andere Arten; wenn die Sonne scheint, versammeln sich alle an der Sonnenseite und putzen sich. Abends genügt dazu auch das Licht und die Wärme einer nahen elektrischen Birne. Die sonstige Nesteinrichtung ist fast ganz wie im Freien, nur die weiße Kuppel fehlt; der untere allzu nasse Teil des Nestes wird gemieden; das Leben spielt sich hauptsächlich im mittleren Teile ab, der stets noch so feucht ist, dass die Ameisen immer „nasse Füße“ haben, wogegen Ameisen sonst doch so empfindlich sind. Man kann diese „nassen Füsse“ leicht sehen, wenn man die Ameisen herausnimmt und auf eine Glasplatte setzt; kehrt man die Platte um, so sieht man überall, wo die Ameise mit den Füßen hängt, ein kleines lichtbrechendes Wassertröpfchen.

Obgleich nun aus dem Obigen hervorgeht, dass die *picea* Blattläuse im Neste züchten, sieht man sie doch sehr zahlreich auf der Oberfläche des Sumpfes herumlaufen. *Drosera rotundifolia*, die dort im Moor große, rote Teppiche bildet, wird fast ausschließlich mit Ameisen versorgt. Bei weitem in den meisten geschlossenen Blättchen, die ich öffnete, fand ich *picea* als Beute. Bei ihrer Wanderung vermeiden die Ameisen nach Möglichkeit die Sphagnum-Stengel, sondern bewegen sich fast immer auf den runden Stengeln von *Oxycoccus palustris*, das zahlreich das Torfmoor durchsetzt. An Grashalmen, die die Moorschicht überragen, fand ich sie auch selten, dagegen sah ich auf einem kleinen Buchenbusch ca. ein Dutzend langsam suchend und prüfend auf- und ablaufend; ich konnte aber keine Spur von Blattläusen entdecken. Auf den weit zahlreicheren Birken fand ich nie eine Ameise. Um zu sehen, wie die Ameisen sich gegen eventuelle Beutetiere verhielten, legte ich einer Ameise

eine Fliege, der ich die Flügel und zum Teil auch die Beine ausgerissen hatte, in den Weg; ohne einen Augenblick zu stutzen oder zu zögern, wurde das Tier sogleich am Bein gepackt und fortgeschleppt. Ich sah hier zum ersten Male einen geschickten und oft angewandten Kunstgriff, den diese Ameisen benutzten, in ihren feuchten, klebrigen Terrain die Beute leichter fortzuschaffen. Die Ameisen klammern sich mit den Beinen, den Kopf nach unten, an die zahlreichen *Oxycoccus*-Stengelchen, die wie Brückenbogen das Sphagnum überspannen, und lassen das Beutetier herabhängen, das auf diese Weise getragen den Boden kaum berührt und dem Transport so wenig Schwierigkeiten als möglich bereitet.

Ein anderes künstliches Nest gab mir noch Gelegenheit, auf diesen und jenen interessanten Zug aufmerksam zu werden. Da ich nämlich bei meiner Rückkehr von der ersten Exkursion in das Torfmoor am 9. Sept. 1912 keine anderen als sogen. Lubbock-Nester zur Verfügung hatte, setzte ich die mitgebrachten Ameisen, ungefähr 30 Arbeiterinnen und 6 Königinnen, die alle aus einem Nest stammten, in ein solches mit etwas feuchter Erde und versah sie nach der gewöhnlichen Methode mit einem Röhrchen für Zucker. Das erste, was mir auffiel, war, dass die Ameisen kein Körnchen Erde anrührten; nur aus wenigen Sphagnum-Fasern, die zufällig mit ins Nest hineingeraten waren, suchten sie sich etwas wie einen Bogen oder eine Wand zu bauen, aber das hörte auf, als das Sphagnum trocken wurde. Am 29. Oktober sah ich einige kleine Löcher in der Erde des Nestes, am 8. November waren sie wieder zugefallen und verlassen, und dabei blieb es ein ganzes Jahr hindurch bis heute. Also kaum eine Spur von Erdarbeiten! Die Ameisen sitzen auch immer mit ihrer Brut auf den von Erde freien Teilen der Glasplatte. Im Lauf der ersten Monate starb eine Königin, die schon bei der Überführung ins Nest an einigen Gliedern gelähmt war. Ich fand den abgetrennten Hinterleib in den folgenden Tagen von Ameisen besucht und bald leergefressen beim Abfall liegen. Am 2. Januar 1913 erschien das erste Eierpaket, am am 12. Januar 1913 sah ich das zweite. Nach einiger Zeit war alles wieder verschwunden. Im Lauf des Juni kamen und verschwanden wieder Eier. Als am 5. Juli wieder ein Eierpaket da war, begann ich außer mit Zucker, der ab und zu besucht wurde, auch mit Fliegen und anderen kleinen Insekten zu füttern. Nun blieben die Eier und sind bis heute zu kleinen Larven herangewachsen. Mittlerweile sind aber die Arbeiterinnen auf vier zusammengeschmolzen; da ich keine Leichen fand, nehme ich an, dass die anderen entkommen sind. Am 20. August gab ich ungefähr 20 Larven und Kokons von *fusca* i. sp. in dieses Beobachtungsnest. Die Puppen wurden geöffnet und ausgefressen, die Larven adoptiert. Am folgenden Tage sah ich eine Larve, die sich lebhaft bewegte,

zur Hälfte mit Erde bedeckt. 2 Tage später lag bei den Larven eine Puppe; bis heute sind es deren vier. Die Königinnen beteiligen sich am Transport der Larven, wenn das Nest erhellt wird.

Auf zahlreichen Arbeiterinnen und Königinnen fand ich Milben verschiedener Art; für gewöhnlich saßen sie auf dem Epinotum, der Schuppe oder der Vorderseite des Hinterleibes. Sie waren häufig außerordentlich klein und ich fand sie zufällig bei der Untersuchung mit der Lupe. Sie sind noch nicht bestimmt. Eine Anzahl Käfer und Dipteren, die ich in ihrem Nestmaterial sammelte, bezeichnete Wasmann als zufällige Gäste und gewöhnliche Moosbewohner. Einige andere harren noch der Bestimmung.

Es erübrigt nun noch, auf die Literaturangaben etwas einzugehen, die eventuell unter dem Namen *Formica gagates* Latr. *Formica picea* Nyl. behandeln könnten. Ich will sie in chronologischer Reihenfolge durchgehen, soweit sie mir zugänglich waren.

In Mayr's Angaben selbst ist zuerst zwischen beiden Rassen zu unterscheiden. Einige Fundorte, wie Schilling 1838 und Losana 1834 scheiden nach dem oben Gesagten von selbst aus. Förster (1850) und Nylander (1846, I und II) sind ohne Zweifel auf *picea* Nyl. zu beziehen; Latreille (1798, 1802) und Lepeletier (1836) ebenso sicher auf *gagates* Nyl. Ebenso kann man wohl die Angabe „in der Lombardei bei Gargnano am Gardasee (Ströbel)" auf *gagates* beziehen; da Wasmann in dem nur 2 Stunden entfernten Gardone unzweifelhafte *gagates*, von denen mir Exemplare vorlagen, unter Lorbeersträuchern laufend, gefunden hat. Die übrigen Angaben Mayr's für Österreich und die angrenzenden Länder lassen sich nur endgültig entscheiden, wenn Mayr's damaliges Material nachgeprüft wird; denn aus der geographischen Höhe des Fundortes lässt sich gerade für diese Region nicht viel mit Sicherheit schließen, da in Deutschland zweifellos beide Arten nebeneinander vorkommen, und es sich eben darum handelt, für *picea* die Süd- und für *gagates* die Nordgrenze zu finden. Wenn *picea*, wie unzweifelhaft feststeht, im hohen Venn vorkommt[4]) (Bondroit, Baraque St. Michel), können sich die Angaben „in Bayern bei Regensburg (Herrich-Schäfer)" leicht auf *picea* aus den Sümpfen der Donau- und Isarniederungen beziehen, womit die norddeutschen Fundorte für *gagates* sicher fraglich werden. Die übrigen Fundangaben Mayr's sind: Bei Wien am Kahlenberge und Leopoldsberge (Zwanziger, Mayr); am Laaerberge bei Schönbrunn und in der Brühl (Mayr), bei Unter-Oberndorf (Nöstelberger), bei Fahrafeld und bei Mannersdorf (Mayr); in Tirol in Bozen im Franziskanerklostergarten (Gredler), bei Trient (Mayr); in Ungarn

4) Daselbst fand sie auch schon Förster. Siehe die Schlussbemerkung von P. Wasmann.

am Wissegrad nächst Gran (Kerner), in Krain (Schmidt). Ich bin geneigt, hier *gagates* anzunehmen, zumal Mayr alle Exemplare, die er selbst sammelte, stets mit den gleichen biologischen Eigentümlichkeiten fand, wie P. Wasmann sie bei Gardone traf, und das waren *gagates*. Nur eine Angabe, die Mayr an anderer Stelle machte, nämlich „Dänemark (Drewsen)" möchte ich mit Bestimmtheit für *picea* in Anspruch nehmen. Zwar sind im zoologischen Museum von Kopenhagen, an das die Sammlung Drewsen überging, keine Exemplare von „*gagates*" mit Drewsen's Name als Finder, der sonst sehr häufig ist. Meinert aber, der die Sammlung Drewsen's zweifelsohne gut kannte, und der die Sammlung der dänischen Ameisen in der mustergültigen Weise, wie man sie heute noch findet, anlegen ließ, kennt ebenfalls keine Exemplare von Drewsen, wie aus seiner Arbeit 1861 hervorgeht. Die einzige Möglichkeit wäre sonach, dass das Exemplar, das Meinert in seiner Arbeit Schiödte zuschreibt, unter dem die Sammlung Drewsen ans Museum überging, tatsächlich Drewsen zuzuschreiben ist. Dieses Exemplar stammte aus der Gegend von Rye in Nordjütland, die sich durch Moor und Heidecharakter auszeichnet, und den sogen. Moorsee einschließt. Die Gegend ist also in hohem Grade für *Formica picea* Nyl. geeignet.

Es ist interessant, dass Nylander nach dem Erscheinen der Formicina austriaca von Mayr 1855 seine eigene Art *picea* kassiert und mit *gagates* Latr. identisch erklärt, ohne übrigens neue Fundorte anzugeben (1856), die *picea* vermuten lassen könnten.

1860 berichtet Meinert, der sich auf Mayr (1855) stützt, über „*gagates*" bei Kopenhagen. Ihm lag ein Weibchen vor, bei dem leider eine nähere Fundangabe fehlte. Das Exemplar befindet sich noch, mit Meinert's Namen versehen, in der Sammlung der dänischen Ameisen des Kopenhagener zoologischen Museums[5]), wo ich seine Identität mit *Formica picea* Nyl. durch Vergleich konstatieren konnte, obgleich das Exemplar ziemlich stark nachgebleicht ist.

1861 gibt Mayr als das Verbreitungsgebiet von *Formica gagates* Latr. an: in Europa von Finnland bis zu den Südspitzen Europas; in Asien bis in die Alpen der Mongolei und nach Ostindien, wobei es sich bei den nördlichen Fundorten, wie auch Emery bemerkt, um *Formica picea* Nyl. handelt.

1874 fasste, wie bekannt, Forel *fusca*, *gagates*, *rufibarbis*, *subrufa* und *cinerea* als Rassen von *fusca*, dazu noch mit einer Reihe von Übergängen, zusammen, ohne Fundorte oder sonstige Angaben zu machen, die *Formica picea* Nyl. vermuten ließen.

---

5) Herrn Inspektor Lundbeck, am zool. Museum sage ich hiermit meinen besten Dank für sein freundliches Entgegenkommen.

1876 brachte Sahlberg eine kurze Notiz mit der Überschrift: Über das Vorkommen von *Formica gagates* bei einer roten Haufameisenart. Er hatte diese gemischte Kolonie, die ihm durch ihren eigentümlichen Bau auffiel, bei Ruovesi in Finnland gefunden, dort wo Nylander schon 1846 die Ausbreitung von *Formica picea* vermutet hatte. Sahlberg's „*gagates*" ist somit zweifellos *picea*. Die Nester waren auf einem ausgedehnten Flachmoor, und er berichtet darüber also: „Das Nest[6]) war weiß, aus trockenen Sphagnum-Blättern gebaut, kugelförmig und hatte ungefähr eine Elle im Durchmesser. Bei näherer Untersuchung fand ich, dass es von einer roten Ameisenart bewohnt war, die in ihrem Äußeren sehr *Formica sanguinea* glich und zahlreiche Arbeiterinnen von *Formica gagates* Latr. (*F. picea* Nyl.!) als Sklaven hatte. Die letztgenannte Ameise kommt hier und da über größere Teile von Finnland vor auf Sphagnum-Mooren und baut tief unter der Erde." Er fand nur Arbeiterinnen der beiden Arten und konnte später den Ameisenhaufen nicht wiederfinden, als er andere Exemplare zu bekommen suchte. Da die *sanguinea* etwas größer und glänzender waren als die gewöhnlichen, wusste er nicht, ob sie angesichts der eigentümlichen Sklaven und Lebensweise mit den gewöhnlichen *sanguinea* identisch waren oder eine andere Varietät bildeten. Leider liegen über den seltsamen Aufenthaltsort der *sanguinea*, die man sonst an warmen, sandigen Stellen trifft, keine weiteren Nachrichten vor, und über das Zustandekommen der gemischten Kolonie *sanguinea-picea* kann man nur Vermutungen aufstellen, was um so bedauerlicher ist, als dieser Fall meines Wissens ganz einzigartig in der Literatur dasteht[7]).

1878 berichten Cornelius und v. Hagens in ihrer Ameisenfauna von Elberfeld über das seltene Vorkommen von *Formica gagates* Ol. = *picea* Nyl. ohne jede weitere Bemerkung. Dass sie *gagates* Ol. schreiben, ist wohl ein Irrtum, Olivier kennt weder diesen Namen, noch lässt eine seiner Beschreibungen die Identität mit *gagates* Latr. erkennen. Reichensperger wird wohl recht haben, wenn er die hier gefundenen Exemplare als *picea* Nyl. bezeichnet.

1880 berichtet Saunders von einigen Arbeiterinnen, die er *Formica gagates* Latr. nennt. Er hatte sie in der Gegend von Bournemouth gefangen, dem flachen tertiären Landstrich an der Südküste Englands, in einer Gegend, die durch ihr Sumpfland charakterisiert ist. Er schreibt über diese Form: „Ihr sehr glänzender, kugeliger Hinterleib, der mit bräunlichen Borstenhaaren bedeckt ist, trennt diese Art von *fusca*." Nach seinen Angaben hat Smith diese Art schon 1866 in Ent. Annual als neue Spezies für England

6) Sahlberg gibt hier die erste Beschreibung der *picea*-Nester.

7) Siehe die Nachschrift von P. Wasmann über Bondroit's analoge Beobachtungen.

beschrieben, aber den Namen im Katalog vergessen. Ich halte es für sicher, dass es sich bei Saunders' Exemplaren um *Formica picea* Nyl. handelt.

Ern. André kennt 1881 nur *Formica gagates* Latr., und diese aus Mittel- und Südeuropa, Finnland, Sibirien, Kleinasien, Mongolei und Nordamerika. Um was es sich bei den neuen Fundorten Kleinasien und Nordamerika handelt, weiß ich nicht, da ich nicht weiß, auf welche Literatur er sich hier stützt.

Die beiden letzten mir bekannten Arbeiten über *Formica gagates* Latr., unter denen man wohl *Formica picea* Nyl. vermuten darf, stammen aus Schweden. In seinem Verzeichnis der dortigen Ameisen berichtet Stolpe 1882 nach einer Diagnose, die wie gewöhnlich keinen Schluss erlaubt: „Selten und nicht mit Sicherheit in Schweden gefunden. In Dänemark gefunden. Geht über in *fusca*. Werden oft auf Eichen gefunden. Soll einen eigentümlichen Geruch haben." Da diese Angaben anscheinend nur auf Literatur beruhen und für Schweden nichts Sicheres mitteilen, enthalten sie gar nichts Neues, und wir wüssten nichts über *picea* in Schweden, wenn wir nicht Adlerz' vortreffliche myrmekologischen Studien hätten. Die Nachricht von einem eigentümlichen Geruch bei *gagates*, die Stolpe bringt, geht auf Forel 1874 zurück.

Adlerz (1886) hat „*Formica gagates* Latr." in ihrer ausgeprägten Form nur auf Öland gefunden, in einer Zwischenform „*fusco-gagates*" aber in Östergottland, auf Öland und Gottland nicht selten. An anderer Stelle berichtet er über einen Fund, den Dozent Lindmann in Norwegen gemacht hat, wo er „*Formica gagates* Latr." 2900 Fuß (1030 m) hoch bei Kongsvold traf. Obgleich Öland wie überhaupt die schwedischen Ostsee-Inseln klimatisch sehr begünstigt sind und z. B. auf Gottland der schwarze Maulbeerbaum noch gedeiht, der Wallnussbaum hoch wird wie die Eiche, und nach günstigen Sommern noch Trauben geerntet werden, und Adlerz auch wirklich manche südlichere Ameisenform wie *Solenopsis fugax*, *Anergates atratulus*, *Camponotus pubescens*, *Polyergus rufescens* und *Tapinoma erraticum* dort gefunden hat, werden wir es doch wahrscheinlich in allen von ihm genannten Fällen mit *Formica picea* Nyl. zu tun haben. Von einem besonderen an *Tapinoma* erinnernden Geruch, den auch Adlerz bemerkt, kann ich nichts berichten.

Einige irrige Bestimmungen aus Russland hat, wie oben erwähnt, Emery schon rektifiziert.

Literaturnachweis.

Olivier, A. G. 1791. Encyclopédie méthodique Hist. nat. v. 6, Paris.
Latreille, P. A. 1798. Essai sur l'histoire des Fourmis de la France, Brives.
— 1802. Histoire nat. des Fourmis. Paris.
Losana, Matteo. 1834. Saggio sopra le Formiche indigene del Piemonte. Mem. d. R. Acc. d. Sc. di Torino. v. 37.

Lepeletier de Saint Fargeau. 1836. Histoire nat. des Insectes Hyménoptères. v. 1. Paris.
Motschulsky, V. v. 1839. Insectes du Caucase et des provinces transcaucasiennes. Bull. de Moscau. v. 12.
Schilling, P. L. 1838. Bemerkungen über die in Schlesien und der Grafschaft Glatz vorgefundenen Ameisen. Arbeiten der schlesischen Ges. für vaterl. Kultur. p. 51—56.
Nylander, Dr. W. 1846. Adnotationes in Monographiam Formicarum borealium Europae. Actae soc. sc. Fennicae. v. 2. p. 875—944.
— 1846. Additamentum adnotationum in monographiam Formicarum borealium Europae. Actae soc. sc. Fennicae. v. 2. p. 1041—1062.
Förster, Arnold. 1850. Hymenopterologische Studien. 1. Heft. Formicariae. Aachen.
Schenk. 1853. Die nassauischen Ameisenspezies. Stett. ent. Zeitg.
Mayr, Dr. G. 1855. Formicina austriaca. Verh. d. zool.-bot. Ver. Wien. v. 5.
Nylander, Dr. W. 1856. Synopsis des Formicides de France et d'Algérie. Ann. des sc. nat. s. 4. v. 4.
Roger, Dr. Jul. 1857. Einiges über Ameisen. Berl. ent. Zeitschr. v. 1. p. 10—20.
Meinert, Fr. 1861. Bidrag til de Danske Myrers Naturhistorie. Dansk. Ved. Selsk. Skr. 5. R. v. 5.
Mayr, Dr. G. 1861. Die europäischen Formiciden. Wien.
Forel, Aug. 1874. Les Fourmis de la Suisse. Nouv. Mem. de la Soc. Helv. des sc. nat. v. 26.
Sahlberg, J. 1876. Om förekomsten af Formica gagates hos en röd stack-myrart. Meddel. Soc. fauna et flora fennica. v. 1. p. 134—136.
Cornelius-Hagens. 1879. Ameisenfauna von Elberfeld und Umgegend. Jahresb. d. Nat. v. Elberfeld-Barmen. v. 5.
Saunders, Ed. 1880. Synopsis of British Heterogyna and Fossorial Hymenoptera. Trans. of the ent. Soc. of London.
André, Ernst. 1881—82. Species des Formicides d'Europe. Gray (Haute-Saône).
Stolpe, E. 1882. Förteckning öfver svenska myror. Ent. Tidskrift. Vol. 3. p. 127—151.
Adlerz, Gottfr. 1886. Myrmecologiska Studier. II. Bih. till K. Sv. Vet. Ac. Handl. v. 11. Stockholm.
Nassonow. 1889. Arb. Lab. zool. Univ. Moscau. v. 4. Lief. 1 (russisch).
Ruzsky. 1905. Formicaria Imperii Rossici (russisch).
Forel, Aug. 1907. Fourmis nouvelles de Kairouan et d'Orient. Ann. Soc. Ent. Belg. v. 51.
Emery, C. 1909. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. VII. Deutsch. Ent. Zeitschr., p. 194—195.
Bondroit. 1909. Les Fourmis de Belgique. Ann. soc. Ent. Belg. v. 53.
Reichensperger, A. 1911. Die Ameisenfauna der Rheinprovinz. Ber. über d. Vers. d. bot.-zool. Ver. f. Rheinland u. Westfalen.

Bemerkungen zu W. Bönner's Studie über *Formica fusca picea* Nyl.

Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).

Ich habe meinen Kollegen veranlasst, in deutscher Sprache hier über *F. picea* als Moorameise zu berichten, weil es sich dabei um die Feststellung der ungewöhnlichen Lebensweise dieser Ameise

handelt und zugleich um die Aufklärung ihrer Verwechslung mit *F. gagates* Ltr.

Über *Formica exsecta* Nyl. als Hügelbildner in Sümpfen Lappmarks hat Nils Holmgren 1904 in den Zoolog. Jahrbüchern (System. XX, 4. Heft, S. 353—370) eine interessante Arbeit veröffentlicht. Während jedoch *F. exsecta* nur gelegentlich in Sümpfen wohnt, haben wir *F. fusca picea* als gesetzmäßige Moorameise anzusehen, als ein charakteristisches Glied der Fauna der nordischen Sphagnum-Moore. Dass es eine unmittelbar über dem Wasser wohnende Ameise geben solle, kam mir bei den ersten brieflichen Mitteilungen P. Bönner's so unwahrscheinlich vor, dass ich erst durch unseren gemeinschaftlichen Besuch des Lyngbymoores bei Kopenhagen am 28. Juli 1913 mich davon überzeugen musste.

Nach Emery's und Bönner's Richtigstellung bedarf es keiner weiteren Ausführungen mehr darüber, dass die sämtlichen aus nordischen Moorgebieten Europas und Asiens stammenden Fundangaben von „*Formica gagates*" auf *picea* Nyl. zu beziehen sind. Dasselbe gilt auch für die Funde in Moorgegenden Nord- und Mittel-Deutschlands. Speziell in den Hochmooren (hohes Venn in der Eifel etc.) können wir *F. picea* als ein typisches Eiszeitrelikt betrachten. Auch in den Mooren der Ebene ist sie in Norddeutschland und Holland wahrscheinlich weiter verbreitet als man bisher ahnte, weil man eben auf dem Wasser keine Ameisen suchte. Hierauf deutet wenigstens ihr Vorkommen in den Mooren der Heerler Heide (unweit Aachen, aber in Holland) hin. Nach J. Bondroit's Mitteilung ist sie nicht bloß im eigentlichen Venn, sondern überhaupt in der „region subalpine" der belgischen Provinz Luxemburg häufig; es wäre von Interesse, Näheres über ihre dortigen Nester zu erfahren, ob sie denjenigen von *picea* in den nordischen Mooren gleichen

Der schon von Emery und Bondroit besonders betonte morphologische Unterschied zwischen *gagates* und *picea* zeigt sich auch bei meinen Sammlungsexemplaren in der Bildung des Epinotums, das bei *gagates* sanft allmählich gerundet, bei *picea* dagegen buckelig (bossu), d. h. fast winklig gebogen ist. Dazu kommen die von Bönner erwähnten Unterschiede in der Bildung der Schuppe.

Die Verbreitungsgebiete beider Rassen sind von Emery 1909 (S. 194—195) in seiner Revision der Gattung *Formica* zutreffend angegeben, indem er *picea* als die Vertreterin von *gagates* im Norden und Osten bezeichnete. Ihr Vorkommen in Deutschland, Holland und Belgien war ihm noch unbekannt (siehe unten); ebenso ihr Vorkommen in Böhmen (Altvater) und Tirol (Seisser Alp, siehe unten); in diesen südlichen Gegenden scheint sie jedoch auf die alpine und subalpine Region beschränkt gleich anderen nordischen Arten, die wir bei uns als Eiszeitrelikte betrachten.

Dr. August Reichensperger (Bonn) teilt mir mit, dass in seiner Sammlung Exemplare von *picea* sich befinden von Nassogne und Mützenich (Dr. H. Meyer!), Sourbrodt und Kaltersberg nebst Umgebung (Reichensperger!), alles Plätze im Venn oder dicht am Rande; ferner Exemplare aus dem belgischen Venn, von Bondroit erhalten. Endlich einige ebenfalls sichere *picea* „aus einem Heide- und Venndistrikt des Böhmerwaldes, aus der Nähe des Altvater" (Dr. le Roi!). *Gagates* dagegen besitze er nur aus dem Süden bezw. Südosten Europas, Bozen, Meran, Vukowar in Slavonien etc. Unter diesen Fundortsangaben ist jener für *picea* aus dem Böhmerwald besonders wichtig.

In meiner Sammlung verteilen sich *picea* und *gagates* nach den Fundorten folgendermaßen:

F. picea: Aus dem „Veen" eine Anzahl Arbeiterinnen, die noch aus der Sammlung von Arnold Förster (Aachen) stammen und von ihm etikettiert sind. Aus dem belgischen Venn (Hockai, Bondroit!). Aus einem Moor der Heerler Heide in holl. Limburg (Wolfisberg!). Aus dem Lyngbymoor bei Kopenhagen Arbeiterinnen, Weibchen und Männchen in Anzahl (Bönner und Wasmann!). Endlich einige Arbeiterinnen von der Seisser Alp in Tirol, die aus der Sammlung von A. Förster stammen.

F. gagates: Budapest, Wien, Bozen, Fontainebleau, Hispania (A. Förster!), Gardone (Gardasee, Wasmann!), Travnik (Bosnien, Handmann!). Die Exemplare von Gardone (nur Arbeiterinnen) fing ich sämtlich an Bergabhängen auf Wegen, die von Lorbeerhecken eingezäunt waren. Die Nester, die wahrscheinlich am Fuße jener Hecken lagen, konnte ich nicht finden.

Die schon von Emery 1886 (Bull. Soc. Ent. Ital. XVIII) erwähnte täuschende Ähnlichkeit von *F. gagates* mit der schwarzen Form von *Camponotus lateralis* Ol., deren Arbeiterinnen ich öfters an denselben Stellen fing, fiel mir ebenfalls auf, ebenso wie die Ähnlichkeit der rot und schwarzen Form von *Camp. lateralis* mit *Cremastogaster scutellaris* Ol. Die Nester beider Formen jenes *Camponotus* traf ich unter Steinen an Bergabhängen bei Gardone.

August Forel (Revue Zool. Suisse XXI, Nr. 13, 1913, p. 438) erhielt *F. gagates* sogar aus einer Höhe von 12000′ von Dehra Dun, am Südabhange des Himalaya in Nordwestindien. Dies dürfte wohl das südlichste und zugleich das höchste bisher beobachtete Vorkommen von *gagates* sein. Die Ameisen waren unter Steinen am Fuße eines Gletschers gesammelt worden (Imms!). Die Analogie mit den *picea*-Funden in der alpinen Region unserer Gebirge ist hier auffallend.

Die von Bönner in seiner Arbeit zitierte Beobachtung J. Sahlberg's aus Finnland, der in einem typischen Moorneste von *picea* eine gemischte Kolonie von *F. sanguinea-picea* fand, ist besonders

interessant. Obwohl Sahlberg keine *sanguinea*-Königin in demselben entdeckte, so ist doch der Ursprung dieser gemischten Kolonie wohl nur dadurch erklärlich, dass ein Weibchen der Herrenart nach dem Paarungsfluge in einem *picea*-Nest sich niedergelassen hatte, sei es nun, dass sie dort von den alten Arbeiterinnen adoptiert wurde oder dass sie die *picea*-Puppen raubte und erzog. Bondroit[8]) berichtet übrigens aus der Umgebung von Hockai in den belgischen Ardennen, dass die auf dem dortigen Plateau zahlreich vorkommenden *picea* „häufig von der *F. sanguinea* zu Sklaven gemacht werden".

Die eigentümliche weißgraue Färbung der *picea*-Nester auf Mooren, die bereits von J. Sahlberg 1876 hervorgehoben wird, und die auch P. Bönner und mir auf dem Lyngbymoore besonders auffiel, hat ihren Grund darin, dass die Sphagnum-Blätter zwischen den grünen, chlorophyllhaltigen Zellen große wasserhaltige Zellen umschließen[9]); trocknen dieselben aus, so füllen sie sich mit Luft und geben dadurch dem ganzen Sphagnum-Büschel eine weiße Farbe, zumal auch die chlorophyllhaltigen Zellen in der Sonne gebleicht werden. Hierdurch entsteht ein weißer Kuppelbau auf der Nestoberfläche, wenn die Ameisen die Stengel der Sphagnum-Pflanzen durchbeißen und so zum Absterben bringen und überdies auch noch eine Menge abgebissener Sphagnum-Blätter auf der Oberfläche zusammentragen, die beim Trocknen zusammenkleben. Das Nest hebt sich dann von seiner Umgebung ab wie ein großer weißer Watteklumpen, der mit Sägemehl bestreut ist. Keine einzige andere unserer Ameisen hat solche Nester, die eine oberflächliche Ähnlichkeit mit manchen Gespinstnestern tropischer *Polyrhachis* aufweisen.

Von besonderem tierpsychologischem Interesse ist die von Bönner oben mitgeteilte Beobachtung, dass Larven von *F. fusca* in specie, die er in ein Lubbocknest von *picea* gegeben hatte, vor der Verpuppung mit Erde bedeckt wurden, wie es sonst bei *fusca* üblich ist, die ihre Larven zum Spinnen des Kokons „einbetten". Da *picea* selber in ihren natürlichen Nestern auf dem Moore keine Erde zur Verfügung hat und auch in dem Bönner'schen Lubbockneste sich nicht weiter um die Erde kümmerte, die man ihr hier gab, ist jene Beobachtung um so merkwürdiger; man könnte geneigt sein, sie als einen Fall von „atavistischem Erbgedächtnis" zu deuten.

Ein noch unaufgeklärtes Rätsel ist, wo die Ameisen des Lyngbymoores überwintern. Ihre Nester liegen ja unmittelbar über dem Wasser, und das Moor gefriert im Winter. Es ist daher zu vermuten, dass die *picea* im Herbst auf das benachbarte feste Land

8) Ann. Soc. Ent. Belg. LIV, 1910, p. 231—232.

9) Hierauf machte mich mein botanischer Kollege A. Breitung in Charlottenlund aufmerksam.

auswandern und daselbst in der Erde am Fuße von Gesträuch ihr Winterquartier beziehen. Es sei ausdrücklich bemerkt, dass damals im Sommer kein einziges *picea*-Nest auf dem festen Rasenboden und in den Gehölzen, die an jenes Moor angrenzten, sich finden ließ. Hoffentlich gelingt es P. Bönner, durch die Fortsetzung seiner Beobachtungen im Herbst das Überwinterungsproblem der Moorameise zu lösen.

Friedrich Czapek. Biochemie der Pflanzen.

I. Bd., 2. Auflage. Gustav Fischer, Jena 1913.

Nach weniger als 9 Jahren liegt der I. Band der 2. Auflage der Biochemie der Pflanzen vor uns; wie der Verfasser im Vorwort angibt, konnte in ihr auf viel Methodisches und manche Aufzählungen verzichtet werden, da diese von anderen Werken übernommen wurden. Die so vom Ballast gereinigte Neubearbeitung hat sehr an Übersichtlichkeit gewonnen, die Art der Stoffanordnung, die Einbeziehung der verschiedenen Zweige der modernen Chemie, wie der physikalischen und Colloidchemie, sind vollbefriedigend. Czapek hat auch so schwierige Gebiete der Chemie wie die Stereochemie durchdrungen, was z. B. aus seiner Behandlung der Zuckerchemie zu entnehmen ist. Wie sehr er in den Stoff eindringt, kann man unter anderm an der Besprechung der Stärkechemie merken, die soweit ich weiß, noch an keiner andern Stelle mit solchem Verständnis für die Arbeiten der französischen Schule dargestellt worden ist. Überhaupt wird man der Lösung der Czapekschen Aufgabe nur gerecht werden wenn man bedenkt, dass gerade in der Biochemie der Pflanzen noch so viel im Fluss ist, dass es sich hier zum guten Teil um chemisch wenig scharf definierte Stoff handelt, die nur schwer von einen einheitlichen Gesichtspunkt aus zu behandeln sind. Wo der nach definitiven Resultaten suchende Chemiker verzweifelt hätte, ist der Botaniker in die Bresche getreten und nun muss auch wieder dem nach geeigneten Arbeitsthemen suchenden Chemiker eine neue Fundgrube eröffnet worden sein.

Der I. Band behandelt nach der geschichtlichen Einleitung in der allgemeiner Biochemie nun auch die chemischen Reizwirkungen, wodurch eine gleichmäßige Verteilung auf die beiden Bände zustande kommt. Hier finden auch die chemischen Anpassungen und Vererbungserscheinungen eine Behandlung. Die spezielle Biochemie bringt die Kapitel der Saccharide und Lipoide im Stoffwechsel der Pflanzen. Dass dabei die Photosynthese eingehend dargestellt ist, versteht sich von selbst. Die Vollendung des großen Werkes wird von allen Interessenten freudig begrüßt werden.

H. Pringsheim, Berlin.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Februar 1914. № 2.

Inhalt: **Heikertinger**, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanze gegen Tierfrafs. — **Kassianow**, Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie) (Fortsetzung). — **Will**, Der Einfluss des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus. — **Thilo**, Das Schnellen der Springkäfer (Elateriden). — Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben. — Brehm's Tierleben. — Brehm's Tierbilder. — Seċerov, Licht, Farbe und Pigmente. — Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. — Schmeil's Naturwissenschaftliche Atlanten. — Fischer, Das Problem der Brütung. — Sternfeld, Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas.

Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfrafs.

Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken" im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen.

Von Franz Heikertinger in Wien.

„Die vielfachen Schutzmittel der Pflanzen gegen Zerstörung durch Tiere sind, außer betreffs der Ameisen, höchstens in ganz hypothetischer Weise zur Charakteristik der Gebiete und ihrer einzelnen Formationen herangezogen worden; allerdings haben die diesbezüglichen Erscheinungen bis jetzt nur ausnahmsweise den Gegenstand ernster wissenschaftlicher Forschung gebildet. Stahl's ausgezeichnete Arbeit über „Pflanzen und Schnecken" wird hoffentlich zu ferneren Untersuchungen anregen, bei welchen die Berücksichtigung geographischer Fragen gewiss zu lohnenden Ergebnissen führen würde."

Das ist das Urteil Schimper's in seiner „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" (S. 132—133).

Es sei mir gestattet, ein zoologisches Streiflicht auf die hervorragende Arbeit Stahl's zu werfen, die der große Pflanzengeograph

mit obigen Worten als geradezu grundlegend für das Schutzmittelstudium bezeichnet.

Nichts liegt mir ferner, als das hohe Verdienst der Arbeit des berühmten Botanikers Prof. Stahl in irgendeiner Weise schmälern zu wollen. Lediglich im Interesse der kritischen Klarheit einer weitere Kreise tangierenden Sache glaube ich mich verpflichtet, auf dasjenige aufmerksam zu machen, was mir in der Grundlage verfehlt und ein Hemmnis der klaren Einsicht in natürliche Verhältnisse dünkte.

Einleitend sei bemerkt, dass die den Gegenstand der folgenden Ausführungen bildende Arbeit unter dem Titel „Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Von Dr. Ernst Stahl" in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin, Bd. XXII, N. F. XV, Jena 1888, erschienen ist, dass es sich speziell um die Abwehrmittel der Blütenpflanzen gegen größere Nackt- und Gehäuseschnecken handelt und dass es die in dieser Arbeit von ihrem Autor gezogenen allgemeinen Schlussfolgerungen über Phythophagie waren, die mich zur Beschäftigung mit ihr geführt haben. Diese Schlussfolgerungen führten mich zurück zu den Voraussetzungen, auf denen sich die Arbeit Stahl's aufbaut, und damit zu einer kritischen Prüfung der Schutzmittelfrage überhaupt.

Soweit es sich um die Durchführung der Versuche selbst handelt, muss Stahl's Arbeit übrigens geradezu als vorbildlich bezeichnet werden.

Der Schutzmittelfrage ist sowohl vor als auch nach Stahl's Forschungen von anderen Forschern auf anderen Teilgebieten, doch im gleichen Sinne, nahe getreten worden. Ich gedenke auf einige dieser Arbeiten gelegentlich näher einzugehen. Stahl's Studien indes liegen mir, da sie den Blattfraß zum Gegenstande haben, am nächsten und scheinen mir überdies am bedeutungsvollsten, weshalb ich die folgenden Ausführungen allein auf ihnen aufbaue.

Der besseren Übersicht halber gebe ich im folgendem jedem Absatze eine kurze, inhaltsandeutende Überschrift.

1. Stahl's Hypothese von dem permanenten Hungerzustande der Omnivoren.

Ich will mitten in die Sache greifen.

Stahl geht von der Voraussetzung aus, dass die heutige Pflanzenwelt mitten im „struggle for life" steht. Eine Fülle von Tierarten bedroht sie unablässig, sie muss sich wappnen, „verteidigen", um nicht unterzugehen. Dass sie tatsächlich nicht untergeht, ist Stahl der Beweis für das Vorhandensein und die Wirksamkeit kräftigster Pflanzenwaffen. Diese zu erforschen, wählt er den richtigen Weg des Experiments.

Er sieht sich nach geeigneten Versuchstieren um. Völlig im klaren darüber, dass neben — oder vielleicht sogar über — den phytophagen Wirbeltieren die Insekten die Hauptfeinde der Pflanzenwelt sind, schließt er dennoch beide aus dem Kreise seiner Untersuchungen aus; erstere, weil ihr Verhältnis zu den Pflanzen angeblich relativ gut bekannt ist und weil ihm die Möglichkeit zur Durchführung größerer Versuchsreihen mangelte, letztere, weil sie großenteils zu jener biologischen Tiergruppe gehören, die er als „Spezialisten" bezeichnet, da „sie auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluss aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen".

Solchen an bestimmte Pflanzen angepassten Tieren gegenüber sind die Abwehrmittel der bezüglichen Pflanzen naturgemäß unwirksam geworden.

Stahl brauchte für seinen Zweck aber Tiere jener Gruppe, die er „Omnivoren" nennt, Tiere, die keinen bestimmten Pflanzen angepasst sind, die die Pflanzenwelt in ihrer Gesamtheit wahllos bedrohen und denen gegenüber die Gesamtheit der Pflanzen ihre Waffen gebrauchen muss, um nicht vernichtet zu werden.

Und er glaubte solche „Omnivoren" in bestimmten Schneckenarten, mit denen er des weiteren experimentierte, gefunden zu haben. Über die Eignung dieser Tiere zu Phytophagiestudien überhaupt möchte ich später sprechen. Vorerst möchte ich nur noch eine für die Zoologie sehr interessante Auffassung Stahl's darlegen.

Ein die Verhältnisse unbefangen Beurteilender wird ohne Zweifel der Anschauung sein, ein „Omnivore" sei einem „Spezialisten" gegenüber im allgemeinen entschieden im Vorteile. Für den „Allesfresser" (wie ihn Stahl selbst nennt) musste doch naturgemäß der Tisch überall gedeckt sein; der Spezialist dagegen musste bei jedem irgendwie verursachten Fehlen seiner speziellen Nährpflanzen in ernste Existenzgefahr geraten.

Stahl indes dreht diese Überlegungen um. Nach seiner Auffassung ist der Spezialist der sichere Besitzer eines speziell für ihn gedeckten Tisches, wogegen der Omnivore, der gleich einem überall abgewiesenen, nirgends heimatberechtigten Bettler sich von Gewächs zu Gewächs wendet, allenthalben durch Abwehrmittel zurückgestoßen, seinen ewigen Hunger schließlich widerwillig an ihm nicht behagenden Pflanzen stillen muss.

Diese Auffassung des „Omnivoren" ist so ungewohnt, so seltsam, dass ich, um den Verdacht abzuwenden, Stahl missverstanden zu haben, ihn selbst sprechen lassen will.

S. 15. „... Da sämtliche omnivoren Arten in der Natur nur selten die ihnen zusagende Nahrung finden, so machen sie sich, durch die Not gedrungen, an die verschiedensten Pflanzen heran.

die ihnen aus diesen oder jenen Gründen nicht sympathisch sind. Von solchen Pflanzen oder Pflanzenteilen werden dann immer nur geringe Mengen aufgenommen, kleine Bruchteile der Massen, die sie von zusagenden Speisen[1]) vertilgen . . ."

S. 18. „. . . Hierbei stellt sich fast immer heraus, dass die omnivoren Arten sich in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustande befinden, selbst dann, wenn ihnen durch feuchte Witterung günstige Bedingungen für die Nahrungsaufnahme geboten gewesen sind. Bekommen solche Tiere eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Fresstätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort . . ."

S. 19. „. . . Alle diese Tiere befanden sich also draußen in mehr oder weniger hungrigem Zustande, obwohl sie im Garten, an pflanzenreichen Wiesengräben oder im Walde bei feuchter Witterung und in der guten Jahreszeit aufgelesen worden waren. Nur selten nämlich wird es diesen Tieren im Freien gelingen, ihren Hunger vollständig zu stillen, da die wild wachsenden Pflanzen in ihrem Bereich ihnen entweder nicht behagen wegen der Säftebeschaffenheit oder, entgegengesetzten Falles, aus mechanischen Ursachen ihnen schwer zugänglich sind . . ."

Das mag genügen. Es bedarf wohl keines Wortes, um die Unhaltbarkeit einer Anschauung, die einer Tiergruppe ewigen Hunger zudiktiert, zu erweisen.

Pflanzen und Tiere der heutigen Natur sind — kosmisch betrachtet — harmonisch aufeinander abgestimmt. Ein Wesen, das heute, nach den Jahrmillionen des Weltbestehens, keine ihm voll zusagende Nahrung in ausreichender Menge gefunden hätte, das heute noch ewig hungern muss, ist undenkbar. Eine solche Tierart wäre längst ausgestorben, wenn sie nicht fähig gewesen wäre, sich an irgendein Gewächs anzupassen.

Eine Fülle von Widersprüchen taucht auch schon aus einfachen Überlegungen auf. Was motiviert beispielsweise den Begriff „Omnivoren" für Tiere, die eigentlich kaum etwas finden, um ihren Hunger zu stillen? Ein weiterer Widerspruch liegt in der supponierten obligaten Unterernährung dieser Arten einerseits und ihrem tatsächlichen Auftreten in großen Massen, das Stahl (S. 20, 21: „auf einem Quadratmeter über 150 Stück einer *Helix* von der Größe unserer *H. hortensis*") selbst besonders hervorhebt, anderseits. Ein weiterer in der Überlegung, warum eine omnivore Art, die doch einmal eine ihr halbwegs zusagende Pflanze finden musste, nicht bei dieser geblieben ist und das ruhige Leben des Spezialisten auf dieser erwählt hat, anstatt weiter zu hungern. Und ähnliches mehr.

1) Diese „zusagenden Speisen" sollen später noch besprochen werden. Eigentlich beinhaltet die Unterscheidung „zusagender Speisen" schon den Begriff einer Spezialisation. Wir wollen aber vorläufig auf dem Standpunkte Stahl's verbleiben.

Nein, jedes Tier — die „omnivore" Schnecke so gut wie jedes andere — hat die ihm voll und ganz zusagende Nahrung in der Natur in reicher Fülle überall dort geboten, wo es lebt und sich fortpflanzt. Sie mag ihm zu Zeiten knapp werden, diese Nahrung, es mögen Perioden quantitativen Mangels kommen — die Annahme eines permanenten qualitativen Mangels indessen ist ein Irrweg, von dem wir zurückgehen müssen.

Und nun möchte ich mir gestatten, zu zeigen, wie Stahl auf diesen seltsamen Irrweg geriet.

II. Stahl's Fragestellung und Versuchstierwahl. — Seine Wertung der „Spezialisten" und „Omnivoren".

Stahl geht aus von der Aufgabe, „durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben".

Es würde mir schwer fallen, klar auszusprechen, warum — aber schon gefühlsmäßig erschien mir diese Fragestellung wenig glücklich gewählt. Das ergibt sich aber wohl am klarsten ganz von selbst aus dem folgenden.

Pflanze und Tier — wenigstens die höheren Formen beider — sind miteinander, in steter Wechselbeziehung zueinander, entstanden. Die erstere dient dem letzteren zur Nahrung — schutzlos ist jede Pflanze dem ihr angepassten Tiere preisgegeben. Dementsprechend ist für jeden Pflanzenfresser reichlich gesorgt. Die Mehrzahl dieser Pflanzenfresser ist heute so weit spezialisiert, dass sie andere als die ihnen angepassten Nährpflanzen — sie mögen geschützt sein oder nicht — überhaupt nicht mehr annehmen. Ein kritisches Studium der Phytophagie zeigt uns nämlich, dass jene ältere Auffassung, der beispielsweise Ludwig[2]) in Anlehnung an Stahl Ausdruck verleiht — „das Auftreten der Spezialisten ist ein sporadisches, die Zeit ihres Verheerungswerkes eine kurze und meist so frühe im Jahr, dass ein teilweise neuer Ersatz möglich ist" — den Tatsachen nicht entspricht. Spezialisation ist beispielsweise in der ganzen Klasse der Insekten Regel[3]). Die Schutzfrage setzt also zumeist überhaupt erst mit dem Ausnahmefalle ein, dass ein Tier auf eine ihm fremde Pflanze gerät. Und hier wird der wirksamste Schutz nicht in Stachel und Säure liegen, sondern in der Anpassung selbst — das Tier wird die Pflanze darum ablehnen, weil sie einfach seinem ererbten Geschmacke nicht entspricht. Das Gras der Wiese ist dem Menschen gegenüber nicht „geschützt", dennoch wird ein Mensch — der eine ganze Reihe von Gewächsen zu ver-

2) Dr. F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart, 1895, S. 236. Dieses Werk gibt der allgemeinen Schutzmittelfrage noch den breitesten Raum.

3) Ich verweise auf meinen Aufsatz „Die Standpflanze" in der Wiener Entomologischen Zeitung XXXI, 1912, S. 195—223.

zehren imstande ist — mitten in einer frischgrünen „ungeschützten" Wiese verhungern müssen.

Aber verlassen wir die anfechtbaren Gleichnisse und gehen wir mit sachlicher Kritik vor.

Trennen wir vorerst einmal zwei — allerdings etwas roh aufgefasste — Hauptgruppen: Großtier und Kleintier. Die Trennung ist praktisch übrigens von weit höherem Werte als es auf den ersten Blick scheint.

Für das Großtier haben wir — mutatis mutandis — einen unschätzbaren Maßstab im Menschen selbst, einem teilweise phytophagen Geschöpf. Wir Menschen haben volles Verständnis für die Pflanzenwaffen der Stacheln, Dornen, Brennhaare u. s. w., die verletzen und schmerzen, ebenso wie für die scharfen Säfte, die abwehrenden Gerüche, die tötenden Gifte, u. s. w. Wir dürfen ruhig annehmen, dass die Gefühle des Großtiers — von Spezialgeschmacksanpassungen abgesehen — in allen diesen Fällen von unseren nicht prinzipiell differieren. Zweifellos prägt sich hier ein mächtiger Pflanzenschutz aus, aber er ist mit wenig Worten klar und erschöpfend charakterisiert: alles was schmerzt, widerlich — das „widerlich" ist hier rein individuelle Geschmacksangelegenheit — riecht oder schmeckt oder was erfahrungsgemäß dem Organismus Schaden bringt, wird abgelehnt. Je größer das Tier, desto „gröber", desto weniger differenziert wird in der Regel sein Geschmack sein. Aber selbst hier gibt es uns ganz unverständliche „Anpassungen"

Esel und Kamel beispielsweise fressen stachelige Gewächse gern, Gänse fressen Brennesseln u. s. w. Schon hier können die augenfälligsten Waffen wertlos werden. Die Detailerforschung aller dieser Faktoren ist sicherlich ein interessantes Thema — aber irgendwie Neues oder Wertvolles im kritischen Studium der Phytophagie oder des Gesamtorganismenhaushaltes wird sie kaum bringen. In der Natur draußen ist eben der wirksame Faktor nicht der individuelle Schutz, sondern die gegenseitige Anpassung. Die kennt keinen Einzelschutz, sondern nur den Schutz der Gesamtheit. Jeder Pflanze wird ohne Rücksicht auf Schutz oder Nichtschutz ihr Tribut an die Tierwelt auferlegt. Übersteigt dieser Tribut ihre Kraft, so geht sie unter, und hinter ihr nivelliert sich das Weltbild wieder. Alle Gewächse, ob „geschützt" oder „ungeschützt", sind vor allen jenen Tieren sicher, die nicht von der Natur diesen Gewächsen angepasst sind. Nicht Dorn und Säure schützen also — wie bereits erwähnt — das Gewächs, sondern der jedem Tiere angeborene Spezialgeschmack: das Tier kümmert sich um alle ihm fremden Pflanzen überhaupt nicht, greift sie gar nicht an. Wo aber kein Angriff erfolgt, ist auch kein „Schutz" nötig, und so sinkt die ganze Schutzfrage — in jenem Sinne, wie sie heute aufgefasst wird — zusammen.

Der große Pflanzenschutz der Natur, der das Gleichgewicht hält, ist die reziproke Anpassung. Keine Pflanze hat mehr Feinde als sie auszuhalten vermag — jedes Tier findet so viel für seinen Geschmack „ungeschützte" Pflanzen, als es zur dauernden Sättigung bedarf, und greift im Normalfalle fremde Pflanzen überhaupt nicht an. Stacheln und Säuren spielen sicher ihre Rolle — manche Pflanzenart mag ihnen sogar allein die Existenzmöglichkeit verdanken — aber ihre Rolle, die später noch beleuchtet werden soll, ist arm und einfach gegen das Naturprinzip des großen Gleichgewichts, der reziproken Anpassung in ihren tausendfältig wechselnden Fällen.

Wenden wir uns nun dem phytophagen Kleintier zu. Seine pflanzenschädlichste, typische Form ist zweifellos das Insekt. Stahl erkennt dies an, dennoch weicht er dem Insekt trotz der Fülle des Materials, trotz der bequemsten Beobachtungsmöglichkeit, aus.

Warum?

Ich lasse ihn selbst sprechen: (S. 12ff.) „Stellt man sich die Frage, gegen welche Tiere die Pflanzen — und ich denke hier zunächst an unsere einheimischen Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume — ganz besonders mit Schutzmitteln versehen sein müssen, so denkt man zunächst an Tiere, die wie die Wiederkäuer und Nager durch ihre Größe oder wie gewisse Insekten durch ihr massenhaftes Auftreten imstande sind, in kurzer Zeit große Mengen von Pflanzensubstanz zu zerstören . . ."

„. . . Die augenfälligsten Verwüstungen werden in unseren Gegenden durch Insekten und deren Larven verursacht. Kulturpflanzen und wilde Gewächse werden nicht selten durch sie aufs ärgste geschädigt, und es ist sehr wahrscheinlich, dass die Vertreter dieser Tierklasse für sich allein mehr Pflanzensubstanz zerstören als alle anderen Tiere zusammen. Trotzdem glaube ich nicht, dass die Herbeiziehung dieser Tiergruppe am meisten geeignet sein dürfte, unser Verständnis der Schutzmittel der einheimischen Pflanzen zu fördern. In der Tat sind die Vegetationsorgane der Pflanzen meist schutzlos den Angriffen ihrer zahlreichen Feinde aus der Insektenklasse preisgegeben[4]). Weder mechanische noch chemische Eigenschaften der Pflanzenteile sind imstande, der Zerstörung Einhalt zu tun, und gerade Erscheinungen dieser Art sind es, welche Haberlandt ins Feld führt, wenn er die angebliche Nutzlosigkeit gewisser Schutzmittel (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, S. 325) beleuchten will."

„Alle die von ihm angeführten Tiere gehören zu der biologischen Tiergruppe, die wir als Spezialisten bezeichnen wollen, weil sie

4) Sperrdruck von mir. Auch im folgenden habe ich dasjenige, was mir des besonderen Hervorhebens wert schien, durch Sperrdruck gekennzeichnet.

auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluss aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen. Bei diesen Tieren mit reziproker Anpassung sind die Schutzmittel gegen omnivore Tiere nicht nur wirkungslos, sondern, wie weiter unten für einzelne Fälle gezeigt werden soll, geradezu Bedingung für die Annahme der Pflanzenteile, in welchen sie vorkommen. So auffällig auch die durch Spezialisten aus der Klasse der Insekten hervorgerufenen Verwüstungen sind, so führen sie doch nur selten zur Vernichtung ihrer Nährpflanzen. Bei Spezialisten, die auf eine einzige Nährpflanze angewiesen sind, würde ja der Untergang der Nährpflanze das Aussterben der Tierspezies mit sich ziehen. In solchen Fällen tritt von selbst, aus leicht einzusehenden Gründen, eine Regulierung des Verhältnisses zwischen Tier und Pflanze ein. Übrigens treten diese Tiere sowohl in räumlicher als in zeitlicher Beziehung nur sporadisch in großen Mengen auf, und gewöhnlich ist die Zeit, während welcher sie ihr Zerstörungswerk vollziehen, von relativ kurzer Dauer, so dass, wenn, wie es häufig der Fall ist, die Fresszeit der Tiere in den Frühling fällt, die stark heimgesuchten Pflanzen nachher noch Zeit finden, ihre Verluste wenigstens teilweise zu ersetzen."

„Die vorstehenden Auseinandersetzungen gestatten uns bei unserer Fragestellung wenigstens vorläufig die Spezialisten außer Betracht zu lassen. Oder doch nur nebenbei zu berücksichtigen."

Soweit Stahl.

Mit richtigen Sätzen beginnend, verlaufen die Überlegungen — nur weil sie nach einer vorgefassten Meinung zielen — leider im Irrtum. Schon die letzten Sätze von der minderen Bedeutung der Spezialisten in der Pflanzenschädigung sind erzwungen. Gerade Spezialisten sind die gefürchtetsten Kulturschädlinge. Man denke an die Reblaus, die Borkenkäfer, den Kartoffelkäfer, die Erdflöhe u. s. f. Der Schaden der „omnivoren" Schnecken steht da bescheiden weit im Hintergrunde. Und gerade ein Auftreten im ersten Frühling ist das verderblichste; die zarte Keimpflanze wird getötet durch einen Fraß, den ein entwickeltes Gewächs ohne Gefahr übersteht. Stahl sieht, angesichts der offenkundigen Unwirksamkeit der Schutzmittel gegenüber den Spezialisten, klar eine natürliche Regulierung. Er lässt hier die Schutzmittelfrage sofort bereitwillig fallen. Warum aber soll diese natürliche Regulierung nicht auch für die „Omnivoren" Geltung haben? Warum kommt gerade da die Natur nicht mit den Hilfsmitteln aus, die sie den Spezialisten gegenüber anwendet? Warum sollte sie gerade da so grundsätzlich anders arbeiten?

Mir ist, als gingen wir im Augenblicke, da wir dem uns allenthalben entgegentretenden Normalfall der Spezialisation ausweichen

und nach einer Ausnahme suchen, schon den ersten Schritt in der Irre.

Aber mag es so sein — Stahl sucht nichtangepasste Phytophagen (Omnivoren, wie er sie nennt) und wir wollen ihm vorurteilslos folgen.

Er glaubt solche Omnivoren in den Schnecken gefunden zu haben. Nicht in allen. Einige Arten erwiesen sich schon nach den ersten Versuchen als Pilzspezialisten: *Arion subfuscus*, *Limax maximus (cinereo-niger)* und *cereus*.

Alle anderen Versuchstiere hält Stahl für Omnivoren: *Arion empiricorum* und *hortensis*, *Limax agrestis*, sowie alle von ihm gehaltenen Gehäuseschnecken, durchwegs *Helix*-Arten: *Helix pomatia*, *hortensis*, *nemoralis*, *arbustorum*, *(Eulota) fruticum*.

Eines fällt uns auf. Sowohl die Gattung *Arion* als auch die Gattung *Limax* ist nach dieser Scheidung heterogen zusammengesetzt: jede umfasst sowohl Spezialisten an Pilzen, Mycophagen, als auch Omnivoren an Phanerogamen, Phyllophagen. Das ist — reine Scheidung vorausgesetzt — für den zoologisch erfahrenen Biologen eine ziemlich ansehnliche Kluft, die ihn vorsichtig machen sollte.

Doch überbrücken wir sie mit Stahl und wenden wir uns den Omnivoren zu. Dass die Bedeutung des Pflanzenfraßes der Schnecken nicht im entferntesten an den der Insekten heranreicht, steht außer Zweifel. Aber immerhin ist es möglich, dass uns gerade hier besondere Aufklärungen erwarten.

III. Die natürliche Nahrung der Schnecken. — Nichteignung der letzteren zum Studium allgemeiner Fragen der Phytophagie.

Jeder Versuchsstellung vorausgehen muss die Beobachtung des Verhaltens der Versuchstiere im Freien. Nur so kann eine richtige Fragestellung erreicht werden.

Ich lasse wieder Stahl selbst das Wort.

(S. 42 ff.) „Um uns einen Begriff von der Tätigkeit der Schnecken zu bilden und zugleich leitende Gesichtspunkte für die Versuchsanstellung zu gewinnen, ist es zweckmäßig, im Freien das Verhalten der Tiere gegenüber der sie umgebenden Pflanzenwelt zu beobachten.

„An einem mit verschiedenen Kräutern und Sträuchern bewachsenen lebenden Zaun in der Umgebung Jenas waren am Abend nach einem warmen Regentage gegen Ende April zahlreiche Helices in lebhafter Bewegung und Nahrungsaufnahme begriffen. Genauer beobachtet wurden bloß die daselbst in stattlicher Individuenzahl vorhandenen Arten: *Helix hortensis*, *fruticum*, *arbustorum*, *pomatia*.

„Für die an diesem Standort am häufigsten vorkommende *H. hortensis* wurde festgestellt, dass auf 18 beim Fressen genauer be-

obachtete Exemplare nur zwei lebende Pflanzen angegriffen hatten. Das eine benagte eine Blatt von *Viola odorata*, das andere ein Blatt von *Galium aparine*. Die übrigen Individuen fraßen an toten vorjährigen Stengeln oder Blättern und an den am Boden umherliegenden, bereits in Verwesung begriffenen männlichen Kätzchen benachbarter Pappeln.

„Von acht Exemplaren der weniger häufigen *Helix fruticum* hatte bloß eins einen lebenden Pflanzenteil — ein junges Grasblatt — angegriffen; alle übrigen nagten an toten Pflanzenteilen.

„Von *Helix arbustorum* fraßen von 18 beobachteten Exemplaren zwei an *Chaerophyllum temulum*, zwei an *Sysimbrium allaria*, je eins an *Geum urbanum*, *Ballota nigra*, *Aegopodium podagraria* und eins an einem noch jungen, eben in Entfaltung begriffenen Gramineenblatt; alle anderen waren an toten Pflanzenteilen beschäftigt.

„Diese Tiere nähren sich also hauptsächlich von abgestorbenen Pflanzenteilen und fressen nur hier und da ein frisches Blättchen der in ihrem Bereich wildwachsenden Pflanzen an. So zahlreich die Tiere auch an besagter Stelle vorhanden waren — es hätten ohne Mühe Hunderte von Exemplaren in dem etwa 50 m langen Zaun aufgelesen werden können, — so war doch die Zahl der angebissenen und durchlöcherten Blätter im Verhältnis zur Zahl der Tiere äußerst gering."

(S. 24) „Kleinere *Helix*-Arten, wie *H. lapicida*, ferner Clausilien, *Bulimus detritus* sind ebenso harmlos oder noch harmloser als *H. hortensis*. Sie fressen mit Vorliebe abgestorbene Pflanzenteile und machen sich nur in der Not an lebende Blätter heran. Die Clausilien benagen allerdings mit Vorliebe Kalksteine, die mit Algen und Flechtenüberzügen bedeckt sind."

(S. 25) „Die Tatsache, dass viele *Helix*-Arten sich vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren, habe ich auch wiederholt auf einer in den Monaten März und April 1887 ausgeführten Reise nach Algerien bestätigen können.

„So fand ich in der Nähe der Stadt Algier am Meeresstrand eine nicht näher bestimmte *Euphorbia*, vom Habitus unserer *Euphorbia gerardiana*, deren junge Triebe soeben in voller Entfaltung begriffen waren. Die vorjährigen, abgestorbenen Triebe dieser Pflanze waren an dem warmen Regentage dicht mit kleinen Schnecken (*Helix*- und *Bulimus*-Arten) bedeckt, welche die Rinde der toten Stengel emsig benagten. An den frischen Trieben fanden sich wohl auch einige wenige dieser Tiere, von Schneckenfraß war aber nichts zu entdecken. In den Ruinen von Lambesis (1100 m ü. M.) sah ich die dort äußerst zahlreichen Gehäuseschnecken fast ausschließlich vorjährige Pflanzenleichen benagen, während der reiche Kräuterflor kaum Spuren von Schneckenfraß erkennen ließ.

(S. 26) „Unsere Süßwasserschnecken (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Paludina*-Arten) verhalten sich im wesentlichen den zarteren *Helix*-Arten gleich. Die Schnelligkeit, mit welcher diese Tiere die Glaswände der Aquarien von dem Algenüberzug reinigen, ist sattsam bekannt und in ganz derselben Weise säubern sie auch die untergetauchten Teile der Wasserpflanzen. Solange ihnen noch Algen oder abgestorbene Blätter zur Verfügung stehen, lassen sie die lebenden Teile unberührt, so dass sie mit Erfolg benutzt werden können, um die Blätter zarter Pflanzen, denen der Algenüberzug schädlich ist, von denselben zu befreien.

„Stein (Gartenflora, 1886) hat dieses Verfahren mit Erfolg zur Reinhaltung der Kulturen von *Ouvirandra fenestralis* angewandt. Ist aber der Algenüberzug erschöpft und fehlen abgestorbene oder absterbende Blätter, so machen sich die gefräßigen Tiere auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen, zerstört werden."

Die Zitate genügen. Ich habe mit Absicht Stahl allein das Wort gelassen.

Er suchte „leitende Gesichtspunkte" für die Versuchsstellung. Er brauchte nur zu resümieren. In der Freiheit fressen fast alle beobachteten Schnecken Pilze, Algen, Flechten, abgestorbene und absterbende Pflanzenteile: Sie sind also normal Pilz-, Algen-, Flechten- und Moderfresser, Mycophagen und Saprophagen. Das ist eine natürliche, in sich abgeschlossen verwandte, erdgeschichtlich alte Ernährungsweise, die auch in anderen Tierklassen — vorzüglich in phylogenetisch alten Typen — wiederkehrt und der vom biologischen Standpunkt vielfach viel engere Beziehungen zu den Fleischfressern als zu den Krautfressern zugeschrieben werden[5]). Tatsächlich finden wir diese nahen Beziehungen zu den Carnivoren auch bei vielen Schneckenarten noch ausgeprägt. Stahl selbst erwähnt S. 15: „auch Fleischkost wird von *Limax agrestis* und *Arion empiricorum* gern genossen, wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen . . ."

Simroth[6]) nennt als Nahrung des *Arion empiricorum* saftige Kräuter so gut wie Pilze oder frische Leichen niederer Tiere. *Limax tenellus* und *agrestis* werden des Kannibalismus, bezw. der Überwältigung verwandter Arten beschuldigt[7]). Die Nacktschnecken der Gattung *Amalia* sind auf bestimmte Gehäuseschnecken als

5) Vgl. z. B. Simroth, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891, Kapitel „Nahrung".

6) Dr. Heinrich Simroth, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 42. Bd., Leipzig 1885, S. 261.

7) l. c., p. 325.

Nahrung angewiesen[8]). Semper[9]) erzählt von *Limnaeus stagnalis*, dass er öfters beobachtete, wie diese Schnecke rasch ganz gesunde, lebende Exemplare des *Triton taeniatus* anfiel, überwältigte und verspeiste, obwohl das Aquarium voll war von üppig wachsenden Pflanzen. Ich selbst sah *Limnaeus* an frischen Fischleichen fressen. Die Arten der Gattungen *Vitrina*, *Daudebardia*, *Hyalina* „greifen Regenwürmer, Insektenlarven, Asseln, Schnecken und selbst ihresgleichen an[10])."

Zweifellos ist diese Ernährungsweise ein erdgeschichtlich älterer Zug in der Entwickelung der Schnecken als der Fraß grüner Pflanzenteile und weist klar auf den alten Ernährungstyp der ganzen Gruppe — den Fleisch- und Pilzfraß hin.

Und gerade die fleischlüsternen Arten *Arion empiricorum* und *Limax agrestis* sind es, die Stahl zu seinen phytophagen „Omnivoren" stellt. Dem wäre, von einer gewissen Auffassung des Wortes „Omnivore" aus, nichts entgegenzusetzen. Wir bezeichnen nämlich vielfach Tiere, die ihre Nahrung sowohl dem Tierreich, als auch dem Pflanzenreich zu entnehmen vermögen — wie beispielsweise Bär, Schwein u. s. w. — als Omnivoren oder Allesfresser, ohne von ihnen zu verlangen, dass sie wirklich alles Pflanzliche oder Tierische wahllos fressen sollten. Auch der Mensch ist ein solcher Omnivore, und dennoch ist er außerstande, sich von grünen Pflanzenteilen dauernd zu ernähren. Der Vergleich der genannten omnivoren Schnecken mit dem Menschen wäre demnach kein allzu absurder: wir finden sogar recht weitgehende Geschmacksähnlichkeiten. Übrigens ist der Ausdruck „omnivor" als völlig unzutreffend und Verwirrung stiftend überhaupt zu verwerfen. In seiner absoluten Bedeutung ist er unbeweisbar, in relativer Bedeutung ist er unzutreffend und beliebig dehnbar.

Tatsächlich hat auch Stahl diesen Begriff des „omnivor" nicht gemeint. Sein „omnivor" besagt einfach wahllose, nicht spezialisierte Phytophagie, speziell allgemeine Phyllophagie. Ihm war es darum zu tun, „durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben". Zu solcher Feststellung eignen sich — erhebt man auf eine richtige und erschöpfende Lösung der Frage Anspruch — sicherlich nur typische, eigentliche, ausschließliche Krautfresser, die ja bereits eine hochspezialisierte Ernährungsform darstellen. Als solche sind aber, wie ich im vorhergehenden bewiesen zu haben

---

8) l. c., p. 335, 346.

9) Karl Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. I. Leipzig 1880, S. 73.

10) D. Geyer, Die Weichtiere Deutschlands. Eine biologische Darstellung der einheimischen Schnecken und Muscheln. Stuttgart 1909, S. 82.

glaube, die „omnivoren" Schnecken mit wenig mehr Recht anzusehen wie der omnivore Mensch.

Um indes nicht der Flüchtigkeit des Urteils geziehen zu werden, möchte ich die Anschauungen einiger Kenner über die normale Schneckennahrung — mit spezieller Berücksichtigung jener Arten, die Stahl als „Omnivoren" zu Experimenten heranzog — kurz zitieren[11]).

Simroth[12]) sagt zusammenfassend von den deutschen Nacktschnecken: „Das ursprüngliche Standgebiet der Limaces ist die pilzreiche Moosschicht der Haide- und Bergwälder, zumal der Koniferen, die ursprüngliche Nahrung die Basidiomyceten[13]), — von hier aus gehen sie weniger ins freie Land, als an Baumstämme und Felsen oder in die Keller und Speicher über, werden Fleisch-, Kraut- und Flechtenfresser oder ernähren sich von den Abfällen der menschlichen Tafel; — dasselbe Ursprungsgebiet, dieselbe Urnahrung kommt den Arionen zu, sie strahlen dann aufs freie Land, in Laubwälder und Gärten aus und werden Krautfresser, die Agriolimaces (z. B. *agrestis*) bewohnen ursprünglich feuchtes Krautland . . ., sie bleiben im allgemeinen diesen Bedingungen getreu."

Von *Arion empiricorum* sagt derselbe Verfasser, dass ihm „saftige Kräuter ebenso zusagen wie Pilze oder frische Leichen niederer Tiere[14]). Immerhin hat mirs auch für diese Art scheinen wollen, als wenn sie wenigstens in der Jugend Pilzäsung nötig hätte, denn man findet die kleinen meist in faulendem, also pilzreichem Laube, hier häufig geradezu am Myzel der größeren Schwämme zehrend, selten an grünem Kraut."

Und in der „Entstehung der Landtiere" (S. 440): „*A. empiricorum* ist omnivor, liebt aber nichts so sehr als die von Entomophthoren oder Empusen getöteten und durchsetzten Mücken; gelegentlich wird er Raubtier, das junge Nestlinge des Goldammers vertilgt" (Karl Müller, Monatsschr. d. d. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt, 1886, S. 215).

Arion hortensis, ein typisches Gartentier, ist nach Simroth ein Krautfresser[15]). Desgleichen *Limax agrestis*[16]). Indes sah Leh-

11) Die folgenden Erwähnungen erheben auf Vollständigkeit keinen Anspruch. Nicht in der Lage, in die Materie vollständig einzugehen, möchte ich nur klare Umrisse zeichnen.

12) Simroth, l. c., p. 345.

13) Sperrdruck, wie in den meisten folgenden Fällen, von mir.

14) Auf meine Anfrage hin hatte der Autor die Güte, mir brieflich weitere Details hinsichtlich der Schneckennahrung zur Verfügung zu stellen. Bei *Arion empiricorum* erwähnt er noch Früchte u. s. w.

15) „*A. hortensis* und *Bourguignati* sind herbivore Gartenschädlinge geworden, in Oberschlesien aber traf ich den letzteren, ganz gegen die Regel, auf der Heide allein an Pilzen, ein Rückschlag, oder, was vielleicht wahrscheinlicher, eine ursprünglichere Form." Entstehung der Landtiere, S. 440.

16) Nach brieflicher Mitteilung ist diese Art zarten Kulturpflanzen schädlich. „Auf den Alpen jenseits der Baumgrenze und in der nordischen Tundra kenne ich

mann die letztere Art in Gefangenschaft den *Limax tenellus* angehen und Simroth[17]) beobachtete sie einmal an einem verletzten Regenwurm — Handlungen, die einem richtigen Phytophagen nicht gut anstehen. Letztgenannter Forscher hielt sie bei Salatfütterung.

Das sind die omnivoren (krautfressenden) Nacktschnecken in Stahl's Experimenten, die den „Pilzspezialisten" scharf gegenübergestellt werden.

Von den Gehäuseschnecken ist *Helix pomatia*, die große Weinbergschnecke, jedenfalls zum Teil ein Krautfresser. Aber sicher kein ausschließlicher und auch kein wahlloser, kein „Omnivore".

Geyer[18]) führt die Speisekarte dieser Art in den Schneckengärten der Schwäbischen Alb auf. „Obenan stehen Lattich- und Endiviensalat (Wegwarte), Kraut- und Kohlblätter, zerschnittene Kohlraben und Löwenzahn; in zweiter Linie kommen Flockenblumen, Obst, Kartoffeln (ohne Schale!), Brennesseln[19]) in Betracht. Klee wird widerwillig genommen, das Obst nach dem Grade seiner Süßigkeit bevorzugt, die Blätter der Dickrüben verschmäht. Als Ersatz für Grünfutter gibt es Kornkleie, die gerne aufgeleckt wird."

Auch *Helix arbustorum* soll ein Krautfresser sein.

Anders steht der Fall indes mit den geläufigen Schnecken *Helix hortensis* und *nemoralis*, die Stahl als Omnivoren anspricht und zu Versuchen verwendet. Nach einer freundlichen Mitteilung des Herrn Prof. Dr. Arnold Lang, der ausgedehnte, langjährige Zuchten von Gehäuseschnecken durchführte, fressen diese Arten niemals grüne, wohl aber angefeuchtete dürre Blätter und Flechten. In seinen Zuchten erhalten die Tiere frische gelbe Rüben, getrocknetes Hopfenlaub, Maccaroni und Oblaten. Eine ganz eigenartige, aber von den größeren *Helix*-Arten gern genommene Kost ist — Papier. Diese Tatsache war das erste, ganz zufällige Ergebnis etlicher Versuche, die ich mit *Eulota fruticum* und *Helix arbustorum* unternahm; Herr Prof. Lang teilte mir gleiches von den weiter oben genannten Helices mit. Rathay erwähnt wellenförmiger Zeichnungen, die *Helix hortensis* durch partielles Abweiden der grünen Algenschicht (*Pleurococcus vulgaris*) an glatteren Baumstämmen verursacht.

Ich übergehe, was die Autoren über die Pilz- und Flechtennahrung der Gehäuseschnecken im allgemeinen mitteilen, und zitiere nur etliche Stellen aus Simroth[20]) und Ludwig[21]):

Agriolimax agrestis, hier mit *laevis* anscheinend zu einer Art verschmelzend, an Pilzen."

17) l. c., p. 325, und Entstehung der Landtiere, S. 440.

18) Geyer, l. c., p. 81.

19) Es wird später noch davon die Rede sein, dass sich hierunter gerade stark „geschützte" Pflanzen befinden, wogegen kaum „geschützte" verschmäht werden.

20) Entstehung d. Landtiere, S. 440—441.

21) Biologie d. Pflanzen, S. 242.

„Aber selbst bei den herbivoren Helices finden sich viele Anklänge an die alte Lebensweise, Anklänge, die man erst neuerdings mehr beachtet hat. Ausländische Xerophilen hat man gelegentlich nur mit Fleischkost erhalten können, *Fruticicola fruticum* verrät Raubtiergelüste (vgl. Brockmeier, *Helix fruticum* als Raubschnecke. Humboldt, 1890); sie sowohl wie *Helix hortensis* durchlöchert die Blätter des Hopfens bis auf das Skelett, wiewohl *Humulus lupulus* durch Klimmhaare, Hopfenöl, Gerbsäure, Hopfensäure, Hopfenbitter förmlich verbarrikadiert ist (Ludwig, Beziehungen von Schnecken und Pflanzen, Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Fr., Berlin 1889)“ (Simroth).

„Die Schutzmittel gegen Schneckenfraß werden bei vielen Pflanzen illusorisch, wenn die letzteren von Pilzkrankheiten befallen werden, und oft werden erst durch die Schnecken die Pilzkrankheiten für die Pflanzen verhängnisvoll. So traf ich ganze Hopfenhecken von Schnecken, *Helix fruticum*, derart zerstört, dass nur die Blattstiele und Blattnerven übrig geblieben waren, aber es stellte sich heraus, dass nur solche Hopfenpflanzen zerstört wurden, die am Mehltau (durch *Sphaerotheca Castagnei*) erkrankt waren. An den Ufern unserer Gewässer sucht die Bernsteinschnecke, *Succinea putris*, alle Pflanzen heim, die von Rostpilzen, Peronosporeen, Erysipheen und anderen Pilzen befallen sind und zerfrisst dieselben; so traf ich in Thüringen die mächtigen Petasitesblätter der Gebirgsbäche, die von *Coleosporium Tussilaginis* (Urheber eines Kiefernadelblasenrostes, *Peridermium Plowrightii*) befallen waren, durch die *Succinea putris* völlig skelettisiert. Alle von dieser Schnecke zerfressenen Pflanzen, die sonst durch Schneckenschutzmittel gekennzeichnet sind, traf ich verpilzt, so *Symphytum officinale* durch *Erysiphe horridula*, *Cirsium oleraceum* durch *Puccinia Hieracii* und *Bromia Lactucae*, *Chaerophyllum aureum* und *Angelica silvestris* durch *Puccinia Pimpinellae*. Andere Schnecken fressen oft nur die Pilzpolster sauber aus den Blättern heraus, wie bei *Tussilago farfara* (die der Aecidiengeneration der *Puccinia Poarum*) und *Senecio Fuchsii* (*Puccinia Senecionis*)“ (Ludwig).

„Dann scheinen selbst die Raphiden von oxalsaurem Kalk nichts zu helfen, die Stahl als ein wichtiges Verteidigungsmittel gegen Schneckenfraß kennen lehrte.“

„Darf man nicht angesichts solcher Tatsachen fragen, ob die Schnecken nicht überhaupt erst durch die Pilze, welche die Blätter befallen, allmählich zu Krautfressern gezüchtet seien? Ja das häufige Auftreten von Raubtieren in ganz verschiedenen Familien (denn die sogen. Testacelliden setzen sich aus sehr verschiedenen *Helix*-, pupenähnlichen und anderen Gestalten zusammen) beweist, dass die meisten Krautfresser noch auf der alten Stufe des zur Sarkophagie neigenden Pilzgenusses stehen geblieben sind“ (Simroth).

Ich habe nichts anzufügen.

Der Leser mag selbst entscheiden, ob Schnecken zur Klärung allgemeiner Grundfragen der Phyllophagie, des Blattfraßes an Phanerogamen, zuzulassen sind oder nicht.

Ich für meinen Teil verneine die Frage unter jeder Bedingung. Die Beantwortung dieser Frage kann und darf nur an typischen, phylogenetisch alten Krautfressern, an richtigen und ausschließlichen Phytophagen, wie es beispielsweise unter den Coleopteren die Chrysomeliden sind, beantwortet werden. Und hier treffen wir, wie mich ein jahrelanges biologisches Spezialstudium, das hauptsächlich der ungemein pflanzenschädlichen Gruppe der Halticinen (Erdflöhe) galt, allenthalben auf die strengste Spezialisation.

Ich stelle darum fest: Eine kritische Behandlung aller Phytophagiefragen — worunter auch die Frage der natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierfraß fällt — darf die Spezialisation nicht außer acht lassen, ja sie muss vielmehr von ihr, als dem Normalfalle, ausgehen.

IV. Die Frage der Existenz von „Omnivoren". — Die Rolle der reziproken Anpassung.

Ein Blick auf das Vorerwähnte zeigt uns, dass die von Stahl mit scharfer Grenze gezogene Unterscheidung von Pilzspezialisten und Omnivoren kein Fundamentalunterschied ist. Abgesehen von einer größeren Abneigung der ersteren gegen grüne Pflanzenteile stimmt der Grundgeschmack aller Schnecken überein.

Kurz etliche Worte aus Simroth[22]) als Beleg. Von Stahl's Pilzspezialisten *Limax maximus* heisst es: „Die Jungen von *L. maximus* finden sich im Freien nur an Pilzen, daher sie bereits zu einer besonderen Spezies, *L. fungivorus*, erhoben wurden; im Alter gehen sie mancherlei an; die Varietät *L. cinereus* ist zur Kellerschnecke geworden, so gut wie der kosmopolitische *L. variegatus*, zunächst als Moderfresser; sekundär werden sie dem Gemüse und wohl auch jungen Keimpflanzen verderblich." — „Von den Tieren, die in Kellern leben, kennt man den Appetit nach allerlei Esswaren, Mehl, Brot, Früchten etc., selbst nach Schnecken . . . Die freilebenden *cerconiger*, die Lehmann bei vorwiegend räuberischem Naturell auch Pflanzenkost genießen lässt. Wenn gelegentlich ein zertretener Kamerad verschlungen wird, stimmt es mit der allgemeinen Nahrung. Mag nun auch ein *cinereus* im Keller ein so saftiges Gemüse angehen, wie Blumenkohl etwa, Pilze sind das ursprüngliche Futter, das durch besonders nährstoffreiche

22) Entstehung d. Landtiere, S. 440; weiteres in: Versuch e. Naturg. d. deutsch. Nacktschnecken, S. 297.

Substanzen, zucker- und mehlhaltige Vegetabilien oder Fleisch ersetzt werden kann."

Pilzspezialisten und „Omnivoren" sind demnach bei den Schnecken lediglich graduell verschieden: die letzteren haben sich einen kleinen Schritt weiter nährstoffärmerer, chlorophyllhaltiger Nahrung genähert, ein unseren heutigen Anschauungen nach normal fortschreitender Entwickelungsgang zu höherer Spezialisation.

Treten wir nun der Frage näher, wo und unter welchen Umständen es noch wirkliche „Omnivoren" (wahllose Krautfresser, die geschmacksstumpferen Großtiere ausgenommen) geben könnte.

Stahl ist bei der Suche nach solchen, wie wir gesehen haben, aus der eigentlichen Phytophagie überhaupt herausgeraten. Außer den unglückseligen Schnecken hat er nur noch subterran an Wurzeln lebende Käferlarven (z. B. Engerlinge) und Heuschrecken in Betracht gezogen.

Wie es sich in Wirklichkeit mit dem angeblich wahllosen Wurzelfraß von Melolonthidenlarven verhält, weiß ich nicht, bin aber der Überzeugung, dass es andere auch kaum sicher wissen. Soweit mir bekannt, sind kritische Versuche, die allein eine solche Tatsache erweisen könnten, nicht angestellt worden. Die wurzelfressenden Halticinenlarven beispielsweise sind, soweit Untersuchungen vorliegen, gleich den Imagines sehr spezialisiert.

Die Heuschrecken habe ich seinerzeit, der allgemeinen Annahme folgend, als Omnivoren akzeptiert, bin jedoch heute — nachdem ich Spezialisation als Grundprinzip in der Insektenklasse erkennen gelernt habe — davon abgekommen. Dass ein Tier, wie die Wanderheuschrecke, in einer durch Massenauftreten hervorgerufenen Nahrungsnot alles angeht, ist kein zulässiger Beweis für normale Omnivorie. Jedes derartige Experiment muss unter Hungerausschluss stattfinden. Ob die über Heuschreckennahrung vorhandenen Angaben auf kritischem Versuchswege gewonnen wurden, vermag ich nicht zu beurteilen. Die wenigen Fütterungsversuche Stahl's[23]) scheinen mir indes auch hier auf Spezialisation hinzudeuten, die von Stahl von seinem Gesichtspunkt aus allerdings wieder als Wirksamkeit der Schutzmittel aufgefasst wird. Jedenfalls kann die Frage, ob Heuschrecken völlig wahllose Pflanzenfresser sind, ohne kritische, fachmännische Vorarbeiten nicht entschieden werden, und müssen dementsprechend vorläufig die Orthopteren weitesten Sinnes — die übrigens phylogenetisch alte Formen zeigen und in den verschiedensten Gruppen Carnivoren aufweisen — ausgeschaltet bleiben.

Sollte jemand eine wirklich wahllos pflanzenfressende Kleintiergruppe kennen, so möge sie zur kritischen Untersuchung herangezogen werden. Mein Ausblick nach einer solchen blieb ver-

23) Z. B. S. 63, 97.

geblich — überall drängte sich bei genauem Hinblick wieder Spezialisation vor.

Nun ist das Gebiet der Spekulation in allen seinen Regionen ein äußerst gefährliches. Man verliert unbewusst den Boden und beginnt Schlösser zu bauen, die ein einziger Windstoß von unerwarteter Seite endgültig in Trümmer wirft. Mehr als Experiment als in ernst beweisender Absicht möchte ich daher zeigen, wie selbst die Auffassung Stahl's, logisch bis in ihre letzten Konsequenzen verfolgt, durch einfache Überlegung zur Negierung der Existenz von „Omnivoren" führen muss.

Stahl findet, dass alle Pflanzen in irgendeiner Form wirksam geschützt sind. Das stimmt logisch mit seiner Voraussetzung, dass eine Fülle omnivorer Tierarten stets hungrig auf der Suche nach „ungeschützten" Pflanzen ist. Diese wenigen ungeschützten Pflanzen müssten der allgemeinen Nachfrage ja längst zum Opfer gefallen sein und nur die geschützten konnten sich dauernd erhalten. Mit dem Aussterben der letzten ungeschützten Pflanzen musste aber auch die Gesamtheit der Omnivoren auf das Aussterbeetat kommen. Ein Nirgendssattwerden, ein überall abgewiesenes Sichfortfristen musste binnen kurzem das Degenerieren und Erlöschen jeder Omnivorenart bedingen.

So kommen wir zwingend zu dem Schlusse, dass es keine Omnivoren mehr geben kann, sondern nur Spezialisten, d. h. einstige Omnivoren, die den allgemeinen Schutzwall der Pflanzenwelt an irgendeiner Stelle durchbrochen, irgendwo eine „Abwehr" durch Anpassung paralysiert haben.

Ich glaube übrigens im Ernste, ganz abgesehen von dieser Schutzmittellogik, dass wir die Nichtexistenz pflanzlicher Allesfresser zumindest in der Kleintierwelt mit einiger Berechtigung annehmen dürften.

Sei dem übrigens, wie ihm ist — für jeden Fall haben wir gesehen, dass wir weder mit omnivoren Schnecken noch mit Omnivoren überhaupt in der Kritik der Phytophagie ersprießlich zu arbeiten vermögen. Stets geraten wir wieder an Spezialisation als den Normalfall und erhalten die Erkenntnis aufgezwungen, dass wir ihm nicht wie Stahl ausweichen dürfen, sondern uns unbedingt mit ihm auseinandersetzen müssen.

Die Schnecken sind keine omnivoren Phytophagen, sondern alte Fleisch- und Pilzfresser, die in einzelnen Formen eben auf dem entwickelungsgeschichtlichen Wege zum Kräuterfraß wandeln.

Klar diese Verhältnisse zur Basis genommen, öffnet sich mit dieser Annahme allerdings scheinbar plötzlich eine neue Perspektive in der Schutzmittelfrage.

Wir haben — nehmen wir an — erkannt, dass es unter den heute fertigen Phytophagen keine Omnivoren mehr gibt und geben

kann, dass kein allgemeiner Pflanzenangriff mehr erfolgt und keine allgemeine Behandlung der Schutzmittelfrage mehr möglich ist — da stellt sich uns nun eine Tiergruppe zur Verfügung, die noch nicht fertig phytophag ist, sondern die eben im Begriffe ist, es zu werden. Sie ist — nehmen wir an — noch nirgends angepasst, sie ist eben auf der Suche nach passender Nahrung, ihr gegenüber wirken noch alle Schutzmittel, an ihr können wir diese Wirkungen noch studieren.

Aber die nächste Überlegung müsste diese Zuversicht vernichten. Erstens können diese Feststellungen keinen praktischen Wert beinhalten, weil es sich ja nach obiger Voraussetzung nur um eine im Stadium werdender Spezialisation befindliche Art handelt, mithin der gegenwärtige Zustand nur als Übergang aufzufassen und kosmisch bedeutungslos ist. Zweitens weil die Arten entweder überall abgewiesen werden (es ist ja alles „geschützt"), sodann zu ihrer alten Nahrung zurückkehren oder aussterben — oder aber weil sie irgendeinen „Schutz" überwinden und sich damit spezialisieren würden.

Enden wir die zwecklosen spekulativen Betrachtungen. Wir sehen keinen Ausweg aus der Sackgasse.

Alle Mühe, die wir mit solchen Tieren aufwenden, lohnt sich nicht, denn es sind nichts als unnatürliche Hungerversuche, die wir mit ihnen anstellen. Legen wir einem phytophagen Tier die eine, natürliche, rechte Nahrung vor, so wird sie gefressen werden, ob sie nun stachlig, haarig, stinkend, beißend und giftig ist oder nicht; legen wir ihm hundert fremde Gewächse vor, so werden sie verweigert oder nur im Hunger ganz ungern und in kleinen Quantitäten angenommen werden, sie mögen noch so glatt, weich, wohlriechend und schmackhaft — alles natürlich nach unseren unmaßgeblichen Begriffen beurteilt — sein.

Der Grad der Annahme mag von gewissen Hindernissen, Unannehmlichkeiten teilweise abhängig sein. Zumeist wird er wohl aber durch die Verwandtschaft oder Ähnlichkeit mit der normalen Nährpflanze beeinflusst sein. So wird eine pilz- oder algengewohnte Schnecke wahrscheinlich jene Substanzen vorziehen, die wie die Pilze und Algen mehr oder minder glatt, weich, mildriechend und mildschmeckend sind und rauhe, harte, scharf und ungewohnt riechende und schmeckende Substanzen ablehnen. Und die krautfressenden Schnecken werden wohl auch schon an gewisse Pflanzen angewöhnt sein und alles ihnen nicht Vertraute verschmähen oder widerwillig nehmen. Wie wenig es dabei auf den „Schutz" ankommt, wie Schnecken freiwillig gerade gut „geschützte" Pflanzen angehen, möchte ich weiter unten noch kurz beleuchten.

Das ist meiner Anschauung nach das ganze, einfache Geheimnis.

Pflanzen und Tiere sind in ihrer Existenz durch die harmonisch abgestimmte reziproke Anpassung geschützt. Das ist der große universelle „Schutz" der Art, der Normalfall, der jeden einseitigen Schutz ausschließt. Die Frage des einseitigen Schutzes tritt mit Berechtigung erst in jenem Ausnahmsfalle auf, da ein Tier die ihm gewohnte, für dieses Tier ungeschützte Nährpflanze nicht findet und — hungrig und widerstrebend — eine ihm fremde Pflanze angeht. Dann wird allerdings ein Schutz in Erscheinung treten, aber dieser Schutz wird von ganz anderen Faktoren, von Struktur- und Geschmacksähnlichkeiten mit der Normalnährpflanze, von Geheimnissen des Tiergeschmackes abhängen, über die wir nie ein Urteil haben werden. Was uns unangenehm dünkt, ist erfahrungsgemäß tausend Tieren angenehm — und tatsächlich zeigt uns die Natur, dass eine uns widerwärtige Pflanze oft nicht weniger Insektenfeinde hat als ein uns angenehm erscheinendes Gewächs. Nie und nimmer dürfen wir uns ein Urteil über den Insektengeschmack zutrauen und auf dieses Urteil Schlüsse und Theorien aufrichten. Doch davon später noch.

Den klarsten Blick in die Verhältnisse gibt uns vielleicht die folgende Überlegung.

Würden nach Stahl's Hypothesen (und die heutige Schutzmittelwertung stimmt hier mit Stahl überein) plötzlich alle Pflanzen ihrer „Schutzmittel" (Stacheln, Geruch, Geschmack u. s. w.) entkleidet, so müsste konsequent zuerst die phytophage „omnivore" Tierwelt einen mächtigen Aufschwung nehmen, dann müssten die Pflanzen ihr, zumindest teilweise, schutzlos erliegen, untergehen.

Meiner Überzeugung nach träte gerade das Gegenteil ein. Ungezählte Tausende von Tierarten, die heute an einem bestimmten Pflanzengeschmack angepasst sind, würden durch das Verschwinden desselben in ernste Existenzgefahr kommen.

Wie hoch ist also kosmisch ein „Schutz" zu werten, der bei seinem Aufhören mehr Feinden das Leben kosten würde als Zeit seines Bestehens!

Die Frage, wie Stahl gerade von der unrechten Seite in die Schutzmittelfrage kam, ist leicht gelöst. Stahl war Botaniker. Gerade zu seiner Zeit nahmen ökologische Studien, nahm das Studium der Pflanzenschutzmittel gegen Klimaungunst mächtigen Aufschwung. Was lag der Botanik näher als den belebten Faktor der feindlichen Tierwelt in gleicher Weise zu behandeln, wie sie den unbelebten Faktor des feindlichen Klimas so ergebnisreich behandelt hatte. An der Pflanze mussten sich Schutzmittel gegen schädliche Klimaeinflüsse — durch Untergehen der „ungeschützten" Formen — ausbilden. Viele dieser Klimaschutzmittel waren zweifellos zugleich auch gegen Tiere wirksam — die gleiche Basis für beide war scheinbar gegeben.

Dennoch aber müssen die Einflüsse der unbelebten Natur von denen der höherstehenden belebten prinzipiell scharf gesondert werden. Gegen Klimawirkung ist ein einseitiger Schutz möglich; das Klima ist ja keiner Gegenanpassung zur Überwindung des Schutzes fähig. Anders das Tier. Dessen Existenz ist an die Möglichkeit einer Gegenanpassung, einer Überwindung des Schutzes mit unerlässlicher Bedingung gebunden. Gegen das Klima gibt es demnach einseitigen Schutz; gegen die Tierwelt hingegen gibt es nur ein gegenseitiges Abfinden, ein großes, aber nie allzugroßes Tributzahlen, eine reziproke Anpassung, die sich automatisch nivelliert.

Dieses Grundprinzip übersahen die botanischen Forscher, als sie einseitig nach den Schutzmitteln der Pflanze fahndeten.

Sicher gibt es solche, aber ihre Rolle ist nie und nimmer jene, die man ihnen zuteilte.

V. Kritik der Grundlagen der Hungerhypothese. — Unzulänglichkeit der menschlichen Sinne bei Beurteilung des unendlich vielfältig differenzierten Phytophagengeschmackes.

Auf der neuen Basis werden sich etliche weitere, aus der Arbeit Stahl's entspringende Fragen leicht und klar lösen lassen.

Als erste: Wie kam Stahl zu der Annahme des allgemeinen, ewigen Hungers der gesamten „omnivoren" — besser gesagt nichtspezialisierten — Phytophagen?

Er fing unter (vom Schneckenstandpunkt) günstigen Umständen, an pflanzenreichen Wiesengräben u. dgl., omnivore Schnecken.

Zuhause angelangt, setzte er ihnen mancherlei vor. Leider fast nur Dinge, die ihnen in der Regel weder im pflanzenreichen Wiesengraben noch sonst irgendwo in der Natur frei zugänglich sind.

Weinbergschnecken erhielten Kartoffelscheiben, frische Wurzeln von Möhren.

Helix hortensis erhielten Möhrenwurzeln und Salatblätter, *Arion empiricorum* Kartoffelscheiben, *Limax agrestis* Scheiben von einem jungen Kürbis. Die Tiere verzehrten am ersten Tage auffällig viel davon, am folgenden unverhältnismäßig wenig. Das ist der Beweis für die Hungrigkeit in Freiheit, der Beweis für den permanenten Hunger der Omnivoren.

Stahl bemerkt indes selbst hierzu: „... So wird man denn auch ganz andere Resultate erhalten, wenn man die Schnecken nicht mit mildsaftigen, zarten Teilen von Kulturpflanzen (Möhren, Kartoffeln, Kürbis, Obst, Salat, Kohlblätter u. s. w.), sondern mit Pflanzen ihrer Heimatsstandorte füttert[24])."

Er zieht aber keinen Schluss aus dieser Erkenntnis. Er weicht der Tatsache, dass die Schnecken ja auch an ihrem Standorte ihnen

24) Stahl, S. 19.

zusagende Nahrung in Fülle haben müssen und es nur gilt, diese zu finden, aus.

Man gestatte mir ein triviales Gleichnis zu obigen Fraßproben. Ein Kind aus gutem Hause, das Hunger nie gekannt, wird in einen Konditorladen geführt mit der Erlaubnis, von den vorhandenen Süßigkeiten nach Lust unbeschränkt wählen zu dürfen. Wird es nicht im Normalfalle am ersten Tage eine unverhältnismäßige Quantität des Gebotenen zu sich nehmen, am zweiten aber zumeist auffällig wenig?

Man kann nun jedem Gleichnis vorwerfen, es hinke. Aber auch Stahl hebt ganz ausdrücklich die große Vorliebe der Schnecken für süßschmeckende Pflanzenteile bezw. überhaupt für Süßigkeiten, die sie allen „Schutz" der betreffenden Pflanzen überwinden lässt (vgl. die auf S. 30 und 31 seiner Arbeit verzeichneten Versuchsresultate mit *Mnium affine*, *Bryum roseum* u. s. w.) hervor. Bei der Schnecke wie beim Kind haben wir also ein Vorlegen ungewohnter „Süßigkeiten", die, obgleich sie nicht die normale Nahrung darstellen, dennoch selbst noch bei ziemlich gesättigtem Zustande zu einem ausnahmsweisen Mehrgenuss verleiten. Hieraus aber auf wirklichen, durch Mangel verursachten Hunger und gar auf einen permanenten Hunger aller Omnivoren schließen zu wollen, ist unzulässig.

Von einem effektiven Hunger hätte sich Stahl nur dann überzeugen können, wenn er den gefangenen Schnecken ihre normale, natürliche Nahrung vorlegte und feststellte, dass sie unmittelbar nach dem Fange bedeutend größere Quantitäten von dieser zu sich nahmen, als bei allen späteren Mahlzeiten. Das geschah indes nicht.

Noch eine Frage tritt zur Erledigung heran: die nach der Geschmacksrichtung der Schnecken und nach der Möglichkeit, diese Geschmacksrichtung mit unseren Sinnen zu erforschen und richtig zu beurteilen.

Der Schwerpunkt der Versuche Stahl's liegt in dem Verfahren der „Auslaugung" zur Feststellung der Wirksamkeit „chemischer Schutzmittel". „Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden meist einige Zeit in Alkohol gekocht, darauf an der Luft bis zum Verschwinden jeder Spur des Alkoholgeruches getrocknet und nachher im Wasser zum Aufquellen gebracht. Bei den Versuchen wurden von jeder Tierart einige Exemplare zusammen in je eine mit einer Glasplatte zugedeckte Kristallisierschale gebracht und von den ausgelaugten und frischen Pilzen" – bei anderen Pflanzen befolgt Stahl den gleichen Vorgang — „gleich große Fragmente hineingelegt".

Der Prozess der Auslaugung entfernt eine Anzahl von Stoffen aus dem Pflanzenkörper, die der Träger abwehrender Gerüche oder Geschmacksbesonderheiten, eben der sogen. „chemischen Schutz-

mittel" der Pflanze, sind. Die Pflanze verändert Geschmack und Aussehen, ersterer wird indifferenter, letzteres schlaff.

Sollen wir auf Grund einfacher Überlegung das Versuchsergebnis ohne weiteres prophezeien?

Wir werden sagen müssen: ein an den Geschmack der lebenden Pflanze angepasster Spezialist wird die so behandelte Pflanze ablehnen oder doch gegen die normale zurückstellen; ein anderer Nahrung angepasstes Tier wird beide Pflanzen nur im Hunger angehen und wird dann wahrscheinlich naturgemäß jener Pflanze den Vorzug geben, die in Konsistenz und Geschmack seiner Normalnahrung relativ noch am nächsten kommt, ihn zumindest nicht durch Gefühl, ungewohnten Geruch oder Geschmack abschreckt. Das dürfte nun nach unserer Kenntnis von der angestammten Schneckennahrung wohl zumeist die getötete, ausgelaugte, schlaffe, gekochte Pflanze sein. Einen besonderen Wert aber könnten wir auch einem gegenteiligen Versuchsergebnis kaum beimessen, da das Tier in der ausgelaugten Pflanze ja möglicherweise irgendeinen ihm widerwärtigen, durch den Prozess der Auslaugung entstandenen Faktor finden kann, der ihm noch stärkere Unlust einflößt als die Faktoren in der lebenden Pflanze; oder durch das Auskochen kann ein ihm zusagender anderer Faktor entfernt worden sein, während die abwehrenden blieben. Das Verfahren ist viel zu primitiv um einen Einblick zu gestatten; es zerlegt die Faktoren nicht.

Alle noch so sehr variierten Versuche nach dieser Richtung hin — und Stahl's Ausführungen bringen unleugbar eine Fülle des Interessanten aus dem Gebiete der Pflanzenmorphologie und Physiologie — werden unserer Erkenntnis kaum Neues anfügen. Die letzten Ursachen und die Wirkungsweise der chemischen Schutzmittel sind unserer Erkenntnis verschlossen, und was wir mit unseren plumpen, ganz anders gebauten Sinnen und darauf gegründeten Versuchen wahrzunehmen vermögen, berechtigt uns zu keinem Urteil. Denn es hat im Grunde nicht mehr Wert als jene einfachen Selbstverständlichkeiten, die wir bei der Abwehr des Großtiers und bei den mechanischen Schutzmitteln kennen gelernt haben: Alles, was dem für jede einzelne Tierart anderen individuellen Geschmacke entspricht (es mag für uns rauh, ekelhaft und giftig sein), wird angenommen, ja gefordert; alles was diesem für jede Tierart anderen Geschmacke nicht entspricht (es mag uns noch so verlockend dünken), wird abgelehnt.

Aus der Erfahrungstatsache, dass die „geschütztesten" Pflanzen gerade so gut mit angepassten Tieren besetzt sind, wie die am wenigsten geschützten, aus der Tatsache der fast allgemein zum Ausdruck kommenden Spezialisation ergibt sich unausweichlich auch die Tatsache krassester Geschmacksverschiedenheiten in der Tierwelt. Müssen wir aber mit Tausenden von Individualgeschmacks-

richtungen, die tausendfach gegeneinanderlaufen, rechnen, so ergibt sich das Verfehlte einer einheitlichen Beurteilung aller Schutzmittel nach einem einzigen Geschmacke von selbst. Es wäre auch dann noch verfehlt, wenn dieser einzige Geschmack ein richtiger Phytophagengeschmack und nicht der diesem völlig fremde Menschengeschmack wäre.

Es gibt eben infolge der überall vortretenden Spezialisation überhaupt keinen einheitlichen Geschmack und damit auch keine einheitlichen, chemischen Abwehrmittel und keine einheitliche Erforschung solcher.

Was an den schönen Versuchen Stahl's in Erscheinung tritt, ist leider nichts als ein dunkles, undifferenziertes Bild etlicher Faktoren, die mutmaßlich mitwirken, um hungrigen Aphyllophagen (Nicht-Krautfressern oder doch Nicht-diese-Kräuterfressern) das Verzehren ihrem Geschmacke fremder Pflanzen in höherem oder geringerem Grade zu verleiden.

Vielleicht sind diese Worte ein wenig hart. Vielleicht gehen sie ein wenig ins Extrem. Doch sind sie mir von den ineinandergreifenden Überlegungen so diktiert worden und sollen der Hochachtung vor dem verdienstvollen Forscher und seiner wertvollen Arbeit nicht den mindesten Eintrag tun. Vielleicht wird ein Späterer nachweisen, dass auch ich irgendwo im Irrtum bin.

Ein Blick auf jene wenigen Pflanzen, die Stahl in der Natur von Schnecken angegriffen fand, zeigt uns übrigens die Unwirksamkeit so manches „Schutzmittels".

Helix hortensis[25]) (Stahl, S. 23) benagte im Freien *Galium aparine*, obgleich *Galium* die von Stahl so hoch bewerteten Rhaphiden führt (S. 98).

Helix (Eulota) fruticum hatte ein junges Grasblatt (geschützt durch Verkieselung der Zellhäute!) angegriffen.

Helix pomatia befraß dortselbst „*Achillaea millefolium*, *Galium aparine*, *Urtica dioeca* und besonders *Chaerophyllum temulum*".

Helix arbustorum fraß an *Sisymbrium alliaria*, *Geum urbanum*, *Ballota nigra*, *Chaerophyllum temulum* und *Aegopodium podagraria*. Es ist leicht, an jeder dieser Pflanzen zumindest ein „Schutzmittel" — zuweilen sogar mehrere, sehr hoch bewertete — nachzuweisen.

Allerdings bleibt hier, zumindest für manche Fälle, immer noch eine von Stahl übersehene Möglichkeit: das Benagen der genannten Pflanzen galt vielleicht gar nicht diesen, sondern darauf angesiedelten Pilzen.

Helix pomatia nimmt Brennesseln auch in Gefangenschaft gern; Lang verfüttert dürres Hopfenlaub an seine Helices und auch

25) Weiter oben ist diese Art (nach Lang) als überhaupt nicht blattfressend gekennzeichnet worden.

Simroth erwähnt den Hopfenfraß als Beleg für unwirksame Abwehr.

Die Beispiele ließen sich vermehren; ich möchte indes nur noch eines, durch die daraus gezogenen Schlussfolgerungen besonders interessantes, vorbringen.

Helix arbustorum und *Helix pomatia* (Stahl, S. 23) fraßen im Freien an *Chaerophyllum temulum*, einer borstig behaarten, scharfsaftigen Giftpflanze (S. 59, 62, 105). Dass letztere Pflanze auch in Gefangenschaft von einer Reihe Schneckenarten (*Limax agrestis, Arion empiricorum, Helix pomatia, arbustorum, fruticum, hortensis*) angenommen wurde, wogegen etliche glatte Umbelliforenarten viel weniger Zuspruch fanden, veranlasst Stahl zu folgenden Erklärungsversuchen (S. 62): „. . . Aus allen diesen Versuchen können wir die wichtige Regel ableiten, dass Pflanzenteile, welche den Schnecken dank der glatten Oberfläche und weichen Beschaffenheit leicht zugänglich sind, diesen Tieren wegen der Beschaffenheit ihrer Säfte widerstehen und dass umgekehrt die Pflanzen, deren Geschmack den Schnecken zusagt, durch mechanische Schutzmittel diesen Tieren schwer zugänglich gemacht sind."

Ohne diese Folgerungen von vornherein als auf allzu schwanker Basis beruhend abzulehnen, ergibt sich für uns ein schwerer sachlicher Einwand in dem Umstand, dass die scharfen Säfte der von Stahl genannten borstenhaarigen Umbelliferen *Heracleum sphondylium* und *Chaerophyllum temulum* kaum „besser" schmecken als die der von ihm genannten glatten Arten, z. B. von *Buplerum rotundifolium*.

Gezwungen, sich mit derartigen Tatsachen auseinanderzusetzen, gerät Stahl auf einen für seine ganze Theorie gefährlichen Ausweg.

(S. 62) „. . . Ist eine Pflanze gut mechanisch geschützt — etwa mit reichem Borstenüberzug versehen — so wird sie höchstwahrscheinlich der Beschaffenheit ihrer Säfte nach den Schnecken zusagen, wenn auch diese Säfte auf unserer Zunge eine unangenehme Geschmacksempfindung hervorrufen mögen, wie bei *Chaerophyllum temulum*, *Heracleum sphondylium*. Der Geschmack dieser Tiere fällt eben mit unserem nur teilweise zusammen."

Hier gelangt Stahl von selbst auf jenen Punkt, den wir bereits oben berührten. Und wieder zieht er leider nicht die Konsequenzen.

Er hätte sagen sollen:

Wenn der Geschmack der Schnecken mit unseren nicht zusammenfällt, dann bricht ja die ganze auf menschlichen Geschmack und Beurteilungsvermögen allein auf-

gebaute Theorie der chemischen Schutzmittel in sich zusammen.

Wenn stark und schwach, scharf und mild, angenehm und widerwärtig in Geschmack und Geruch bei der Schnecke anders ist als bei uns, dann fehlt unseren Sinnen ja von vornherein der Maßstab für das, was auf eine Schnecke wirken könnte und wie es wirken könnte.

Und damit ist das nach menschlichen Sinnen beurteilte chemische Schutzmittel außer Gefecht gesetzt.

Doch bringen wir unsere Ausführungen zum Abschluss. Wir haben beleuchtet und mit Beispielen belegt, was uns verfehlt dünkte und überlassen das Urteil dem, der unseren Ausführungen folgte.

Die einseitige Fragestellung: Wodurch sind die Pflanzen vor der Vernichtung seitens der Tiere geschützt? — hat sich gerächt.

Sie hinderte Stahl — gegen seine eigene bessere Erkenntnis — die angestammte Ernährungsweise der Schnecken richtig in Rechnung zu stellen. Sie diktierte ihm am Schlusse seiner Ausführungen über den Pilz-, Algen-, Flechten- und Pflanzenmoderfraß der Schnecken die eigenartigen, in kühnen Trugschluss ausklingenden Worte:

(S. 26) „Man könnte aus der Tatsache, dass viele Schnecken sich ganz vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren und den lebenden Pflanzen keinen oder nur geringen Schaden zufügen, vielleicht folgern wollen, dass die weiter oben in den Vordergrund gestellte Wichtigkeit und Notwendigkeit des Schutzes der Pflanzen gegen Schneckenfraß mindestens stark übertrieben sei. Dem ist nun nicht so; im Gegenteil geht aus diesen Tatsachen die Notwendigkeit des Schutzes mit Evidenz hervor. Die schwächeren Helices verzehren tote Pflanzenreste mit Vorliebe, nicht etwa weil sie ihnen eine reichere Nahrung bieten, sondern weil gewisse Substanzen, welche ihnen die lebenden Teile ungenießbar oder schwer genießbar machten, aus den abgestorbenen Geweben entweder ganz verschwunden oder in denselben doch nur noch in geringeren Mengen enthalten sind[26])."

Aus diesen Überlegungen ergab sich dann von selbst die Irrlehre von dem ewigen Hunger der „Omnivoren", denen in der Natur permanent die ihnen völlig zusagende Nahrung fehlen sollte.

VI. Zusammenfassender Überblick.

Ich weiß nicht, ob es mir gelungen ist, trotz der ein wenig lang geratenen Erörterung in all das Gesagte jene durchsichtige Klarheit zu legen, die mir vorschwebte.

26) Sperrdruck von mir.

Für alle Fälle möchte ich kurz und übersichtlich die Hauptpunkte rekapitulieren.

1. Das Verhältnis der Pflanzenwelt zur Tierwelt ist kein einseitiges Schutzverhältnis, sondern eine ineinandergreifende, gegenseitige Anpassung und muss als solche betrachtet werden. werden.

2. Die Frage: „Durch welche Mittel ist die Gesamtheit der Pflanzen vor der Zerstörung durch die Tierwelt geschützt?" kann demnach in allgemeiner Form mit Berechtigung gar nicht gestellt werden. Wird sie gestellt, so lautet die einzige Antwort: durch das Gleichgewicht im Naturganzen, das durch gegenseitige Anpassung dauernd sich selbst reguliert, das jeder Pflanzenart soviel Opfer zudiktiert als sie ohne Bestandesgefahr leisten kann.

3. Die Einzelpflanze aber ist vor dem Angriffe der Phytophagen durch die Spezialisation der letzteren geschützt. Sie entspricht nur dem Geschmacke einiger ihr angepasster Tiere, dem Geschmacke aller übrigen aber bleibt sie fremd und wird von ihnen freiwillig nicht angegriffen. Borsten, Geruch, Säuren u. dgl. haben mit diesem individuellen Tiergeschmack im Normalfall nichts zu tun. Die „geschütztesten" Pflanzen ernähren durchschnittlich nicht weniger Spezialisten als die ungeschützten.

4. Schutzmittel treten demnach in bedingte Wirksamkeit erst dann, wenn ein Tier eine ihm nicht angepasste Pflanze zu befallen gezwungen ist, also im Ausnahmefall. Über die Wirkungsweise dieser Abwehrmittel und deren Wertung fehlt uns aber jedes sichere Urteil, da uns die Sinnesorgane und die Geschmacksabschätzung der Tiere fehlen. Eine einheitliche Beurteilung von Abwehrmitteln ist logisch auch schon darum nicht möglich, weil jedes Tier seinen besonderen Geschmack hat, daher ein und dieselbe Eigenschaft eine Anzahl Tiere abstößt, eine Anzahl anderer dagegen anlockt (Prinzip der Spezialisation). Lediglich die Wirksamkeit einiger der gröbsten Abwehrmittel der Pflanzen gegen umherschweifende, phytophage Großtiere ohne feiner differenzierte Geschmacksausbildung vermögen wir mit unseren Sinnen ungefähr zu beurteilen (Stacheln, Gifte u. s. w.); aber auch hier zeigen uns zahlreiche Ausnahmen die Unverlässlichkeit unserer Urteile.

5. Es ist unwahrscheinlich, dass es (unter den phytophagen Kleintieren) nichtauswählende Allesfresser gibt. Die Phytophagen der Jetztzeit tragen das Gepräge hoher Spezialisation.

6. Eine permanente Unterernährung, ein ewiger Hunger aller (hypothetischen) „Omnivoren" ist undenkbar. Diejenige Tierart, die in den langen Zeitläuften ihres Werdens und Bestehens keine ihr voll zusagende Pflanze hätte finden und sich ihr dauernd hätte anschließen (also spezialisieren) können, wäre längst untergegangen.

7. Die Schnecken sind keine typischen, erdgeschichtlich alten Krautfresser; sie eignen sich daher zu kritichen Phytophagiestudien (in unserem Sinne) überhaupt nicht.

Mögen die vorangehenden Ausführungen dazu beitragen, die weit überschätzte Schutzmittelfrage auf ihre wahre Bedeutung zu restringieren und eine neue Basis zu bieten für eine künftige, kritisch-experimentelle Erforschung der Geheimnisse der Phytophagie.

In dieser Erforschung werden die Schlagworte „Kampf ums Dasein" und „Schutzmittel der Pflanze gegen Tierfraß" durch die Begriffe „ständiger Tribut der Pflanzen an die Tierwelt" und „Spezialisation der Tierernährung" zu ersetzen sein.

Noch ein Wort sei mir gestattet.

Vielleicht ist mir im Verfolge der Darlegungen eines oder das andere der Worte schärfer geraten als es meine Absicht war. Für diesen Fall möchte ich die Versicherung aussprechen, dass ich überhaupt nur mit aufrichtigem Bedauern die herostratische Hand an die Arbeit eines der verdienstvollsten Botaniker der Gegenwart legte, dass meine Kritik auf jeden Fall nur dem Grundgedanken dieser Arbeit, nicht aber der mustergültigen wissenschaftlichen Durchführung derselben und noch weniger der Persönlichkeit des des hochgeschätzten gelehrten Autors, eines der Bahnbrecher biologischer Wissenschaft, gelten kann.

Lediglich das Interesse dieser selben biologischen Wissenschaft hat mich bewogen, der weiteren Ausbreitung einer heute noch allgemein geteilten Anschauung, die meiner Überzeugung nach auf erkenntnisverhüllende Abwege führt und führen muss, hemmend gegenüberzutreten.

Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

(Fortsetzung.)

2. Wie man sich theoretisch das Einsinken des Lungenbeines vorstellen kann.

Bis jetzt haben wir im Anschluss an Kingsley und Purcell die Frage erörtert, wie die Kiemenblätter zu den Lungenblättern der jetzigen Arachnoideen werden konnten. Wie können wir uns aber die Veränderungen klar machen, welche sich infolge dieser Umwandlung der Kiemen an der Extremität selbst vollzogen haben? Aus den embryologischen Untersuchungen von Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891 und Purcell, 1909, wissen wir, dass sich die

embryonale Extremität in den Körper einsenkt und zugleich mit denjenigen Teilen, welche bei dieser Einsenkung noch auf der Oberfläche des Körpers bleiben, das Operculum der Lunge bildet. Wie ist aber diese Einsenkung der Extremität phylogenetisch vor sich gegangen? Purcell berührt diese Frage nicht.

A. Theorie von Kingsley, 1885.

Kingsley, 1893, erläutert diesen Vorgang durch folgende Schemen, welche er der ontogenetischen Entwickelung entnimmt und welche nach ihm auch die phylogenetische Folge andeuten können (Fig. 20). Die Hauptrolle spielt bei ihm dabei die Einsenkung, welche in der Ontogenese hinter dem Bein auftritt. In dem Maße, wie diese tiefer wird, sinkt das Bein passiv mehr und mehr in den Körper ein, und von nun an entwickeln sich die Lungenblätter auf der Vorderwand des Lungensackes, welche in Wirklichkeit nichts anderes ist als die Hinterfläche der eingesunkenen Extremität.

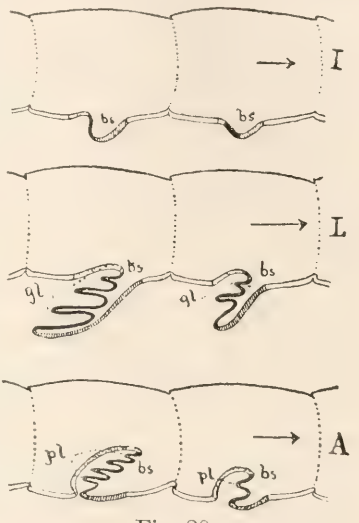


Fig. 20.

In I. haben wir ein Anfangsstadium, welches sowohl bei *Limulus* als bei Arachnoideen in der Ontogenie auftritt. In der rechten Hälfte der Figur ist die Extremität eben hervorgesprosst, in der linken Hälfte ist hinter ihr bereits eine Einsenkung entstanden. Bei *Limulus* (*L*) bleibt diese Einsenkung klein, die Extremität selbst wächst stark und auf ihrer Hinterfläche bilden sich die Kiemenblätter aus. Bei den Arachnoideen (*A*) geht die weitere Entwickelung anders vor sich. Hier wird die Einsenkung viel tiefer, dadurch wird die Extremität passiv in den Körper hineingezogen und steht vom Körper nicht mehr ab; ihre Hinterfläche mit den Kiemenblättern kommt in den Lungensackz u liegen. Man sieht aus diesem Schema, dass die Hinterfläche der Extremität zur Vorderwand des Lungensackes wird. Auf der linken Seite der Figur ist die Entwickelung weiter vorgeschritten, es sind hier zahlreiche Lungenblätter hervorgesprosst, die Vorderfläche der Extremität bildet jetzt die Fortsetzung der Ventralwand des Körpers; der Eingang in den Lungensack ist eingeengt worden; die Extremität fällt nicht mehr in die Augen und man begreift, warum man sie früher übersehen hat und warum man, da die frühesten Entwickelungsstadien nicht bekannt waren, Lungenblätter von der Vorderwand des Lungensackes entstehen ließ, ohne in ihr die Hinterfläche der Extremität zu erkennen.

B. Ergänzungen, welche wir zu dieser Theorie hinfügen können.

Auch nach Purcell's Darstellung des ontogenetischen Vorganges tritt zuerst hinter der Extremität die Einsenkung auf und dann fängt das Bein allmählich an, ins Körperinnere zu versinken. Durch Kingsley's Schemata ist es in der Tat auch klar, dass, so-

bald die Körperwand hinter der Extremität aus irgendwelchen Gründen ins Körperinnere einsinkt, auch die Extremität einsinken muss. Es drängt sich aber dann die Frage auf, was waren denn die Ursachen, die zur Bildung dieser Einsenkung der Körperwand hinter der Extremität führten? Sollten hierdurch die Kiemen beim Übertritt zum Landleben geschützt werden, wie es Kingsley anzunehmen geneigt ist? Eine solche Einsenkung mag in dieser Hinsicht sehr gute Dienste leisten, aber dieser Vorteil konnte keine unmittelbare Ursache sein. Es ist gewiss gut möglich, dass durch Auftreten einer günstigen Variation und durch die natürliche Auswahl eine neue Tierform mit einem solchen Lungensack entstand. Doch diese günstige Variation trat gewiss nicht zufällig oder um eines späteren Vorteils willen auf. Welches war das erste Moment; war von Anfang an eine Tendenz zum Einsinken der Extremität vorhanden oder entstand zuerst aus irgendwelchen Gründen eine Einsenkung hinter der Extremität, wodurch dann die letztere passiv zum Versinken gebracht wurde, oder endlich: sind denn überhaupt der Lungensack und die Extremität voneinander unabhängige Dinge, wie es Kingsley und Purcell darstellen, oder ist der Lungensack vielleicht nur das Resultat des besonderen Wachstums des Beines?

a) Der Lungensack entstand möglicherweise durch besonderes Wachstum des Beines, welches in seinem normalen Längenwachstum verhindert war.

Ich glaube, dass man sich die Sache so vorstellen könnte: Beim Übergang zum Landleben konnten die abdominalen Füße, welche Schwimmfüße waren, keine Rolle mehr als Bewegungsorgane spielen. Sie wuchsen auch jetzt nicht mehr so stark, weil ihrem Auswachsen bei Berührung mit Luft und Boden weniger günstige Verhältnisse geboten wurden als beim Leben im Wasser. Beim Leben auf dem Lande konnten die zarten Schwimmfüße mit ihren Kiemen nicht mehr weich und dünnwandig bleiben, sie mussten fester und gedrungener werden, durch die Chitindecke besser geschützt und gestützt sein, um durch alle diese Veränderungen der austrocknenden Wirkung der atmosphärischen Luft zu widerstehen und den Bewegungen des Tieres sich anzupassen, resp. dieser Bewegung nicht hinderlich zu sein. (Dieses letztere Moment war vermutlich aus statischen und dynamischen Gründen sehr wichtig, wie ich weiter ausführen werde.) Wenn sie aber gedrungener und derber in ihrer Konsistenz wurden, so mussten sie damit auch kleiner werden, denn sie hatten voraussichtlich nicht mehr Zellmaterial für ihren Aufbau zur Verfügung als früher. Die Falten auf der Hinterfläche der Extremität mussten jedoch in demselben Maße wie früher entwickelt sein, wenn die Respiration, welche sie

zu vermitteln haben, nicht in ihrer Intensität herabgesetzt sein sollte. Die ganze Hinterfläche der verkürzten Extremität ging schließlich in die Bildung der Falten auf. Die Extremität konnte jetzt nicht mehr vertikal vom Körper abstehen, sondern musste ihm mit dieser Hinterfläche anliegen. Doch konnte sie bei der verkürzten Extremität auch beim Aufwand des größten Teiles ihres Zellmaterials noch immerhin zu wenig Falten hervorbringen, resp., da das Bein nicht mehr nach außen wachsen konnte, so reichte seine Hinterfläche nicht mehr aus, um allen Falten Platz zu geben. Deshalb mussten die sich intensiv vermehrenden Zellen der Hinterfläche, um das nötige Zellmaterial zur Faltenbildung zu verschaffen, ins Körperinnere wachsen. Eben dadurch bedingten sie die Einsenkung, welche man Lungensack nennt. Bei *Limulus* liegt der Herd der regen Zellbildung, welcher neue und neue Kiemenfalten hervorbringt, an der Basis der Extremität; die jüngsten Falten entstehen am meisten proximalwärts, am nächsten der ventralen Körperwand. Bei den Arachnoideen ging durch die Verkürzung des Beines und seiner Hinterfläche der Zellbildungsherd für die Lungenfalten zum größten Teil auf die ventrale Körperwand über. Da die Zellen sehr zahlreiche Falten hervorbringen und deshalb sich intensiv vermehren mussten, so konnte diese Stelle der ventralen Körperwand nicht mehr eben bleiben und musste sich in Form des Lungensackes einstülpen. Da das Zellmaterial der Vorderwand dieser Einsenkung früher die Hinterfläche des Beines bildete, so ist diese Wand morphologisch bis auf den Grund des Sackes, wo die neuen Falten entstehen, als ein Teil des Beines aufzufassen. Nur die Hinterwand der Einsenkung gehört der eigentlichen Körperwand an, welche also ganz passiv durch die intensive Zellvermehrung der Hinterfläche der Extremität ins Körperinnere einbezogen wurde. Es ist also nicht das Bein durch die Einsenkung in seine vertiefte Lage versetzt worden, sondern umgekehrt, die Extremität bedingt diese Einsenkung und zwar dadurch, dass die Zellen ihrer Hinterfläche jetzt nach dem Körperinnern wachsen.

Durch das verhinderte Längenwachstum des Beines entstand also der Lungensack.

b) Unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft als Ursache des Entstehens der Luftkammern und zu gleicher Zeit als Ursache des Einsinkens des Beines.

Man kann jedoch diese Änderung in der Richtung der Zellvermehrung vielleicht in einen noch mehr unmittelbaren Zusammenhang mit der Wirkung der atmosphärischen Luft bringen.

Nach der Theorie von Kingsley entstehen die inneren Luftkammern der Arachnoideen dadurch, dass die Vertiefungen zwischen den Merostomenkiemenfalten tiefer wurden und die Kiemenfalten selbst als außenstehende Bildungen der Verkümmerung anheimfielen. Purcell führt das, wie wir gesehen haben, darauf zurück, dass die Zellen, welche diese Kiemenfalten bilden, nicht in der Richtung nach außen, sondern in der Richtung nach innen sich vermehren. Wir können aber diese Änderung in der Teilungsrichtung der Zellen in den Kiemenfalten auf die unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft zurückführen. Dieser Wechsel konnte vielleicht sogar plötzlich aufgetreten sein als eine Mutation bei der ersten Generation, welche sich aus den Eiern entwickelte, die im Gegensatz zu den früheren Gewohnheiten der Merostomen zum ersten Male auf dem Lande abgelegt und dadurch außerhalb des Wassers ihre volle Entwickelung durchzumachen gezwungen waren. Vielleicht schon bei dieser ersten Generation waren die Zellen der Kiemenfalten durch die Veränderung des Mediums gezwungen, sich in der Richtung zu teilen, welche ihnen erlaubte, sich der schädlichen Wirkung der Luft zu entziehen. Diese Wirkung mag die Zellteilung nach außen hin durch zu starke Verdunstung des Wassers, durch die aus der Luftbewegung sich ergebende Reize und dergleichen mehr in ungünstiger Weise beeinflusst haben. Umgekehrt wurde die Zellteilung in der Richtung des Beininneren begünstigt, in der Richtung, wo vielleicht die Wasserverdunstung weniger stark war, wo die Zellen mehr vom Blut umspült und benetzt waren. Vielleicht werden die Kiemenblätter in ihrem Wachstum nach außen in normalen Verhältnissen auch durch die osmotischen Wirkungen des Wassers, resp. durch Oberflächenspannungsverhältnisse oder auch durch andere Reizwirkungen des Wassers angeregt. Beim Verlassen des Wassers hat sich dies alles verändert, so dass der Wechsel in der Teilungsrichtung der Zellen nicht wunderbar erscheinen kann [27]).

Nun aber konnten dieselbe Änderung unter der Wirkung der Landluft auch Zellen erfahren, welche die Hinterfläche des Beines an der Basis desselben bilden, wo die Zellbildung ebenfalls sehr energisch vor sich geht, da hier das Zellmaterial für die künftige Faltenbildung angehäuft wird. Auch hier konnten die Zellen, da sie eigentlich für Lungenblätter bestimmt sind und deshalb auch ganz ähnliche Eigenschaften be-

27) Vielleicht wäre es möglich, auf experimentellem Wege eine Stütze für eine solche theoretische Annahme zu bekommen: man könnte möglicherweise durch Wirkung der Trockenheit und des Sauerstoffes irgendwelche zarte tierische Organe und Gewebe, welche sich sonst nach außen entwickeln, dazu bringen, dass sie unter diesen Umständen nunmehr nach innen eingestülpt wachsen, z. B. Kiemen der Amphibien, Beine der Arthropoden und anderer Tiere.

sitzen, durch die Wirkung der atmosphärischen Luft so angeregt und sozusagen ausgepeitscht worden sein, dass ihre Teilungen eine andere Richtung eingeschlagen haben; sie vermehrten sich in diesem Falle, da sie sich ganz unten an der Basis des Beines befinden, direkt ins Körperinnere, und so kam der Lungensack zustande; durch diese Vertiefung wurde schließlich auch der vorher nach außen gewachsene Teil des embryonalen Beines zum Einsinken gebracht. Der Lungensack wächst ins Körperinnere und die inneren Luftkammern ins Innere des Beines, resp. zum Teil ebenfalls mehr direkt ins Körperinnere. Die Luftkammern und der Lungensack entstehen also eigentlich auf dieselbe Weise, durch Einstülpung der Ektodermfläche. Auf diese Art können wir, die Gedanken von Kingsley und Purcell weiter ausführend, die Bildung der inneren Luftkammern und die Bildung des Lungensackes auf einen und denselben Prozess, auf eine und dieselbe Ursache zurückführen. Und zugleich erscheint uns der Lungensack nicht als etwas Selbständiges, sondern als lediglich durch besonderes Wachstum des Beines bedingt[28]).

c) Warum das Lungenbein zunächst nach außen wächst.

Warum wächst aber das Bein nicht von Anfang nach innen, sondern zunächst nach außen? Es ist schwer, eine absolut sichere Antwort darauf zu geben, da offenbar dabei viele Ursachen mitspielen, jedoch kann man zur Erläuterung leicht parallele Erscheinungen anführen; sie gehören meist zu den Tatsachen, auf welche sich das biogenetische Grundgesetz stützt. Eine der besten Beispiele in dieser Beziehung innerhalb der Arachnoideenklasse ist wohl die von Schimkewitsch 1911 gemachte Entdeckung, dass die tetrapneumonen Spinnen auf früheren Entwickelungsstadien präorale Extremitäten mit Scheren, also Cheliceren besitzen, die den meisten Arachnoideen und Merostomen zukommen. Warum treten sie hier in der Ontogenie auf, um später zu verschwinden? Vielleicht stehen sie in Korrelation mit anderen Organen und durch die Entwickelung der letzteren wird von selbst das nutzlose Auftreten dieses atavistischen Merkmals passiv mitbedingt. Vielleicht treten während der Entwickelung auch jetzt noch auf früheren Stadien solche Faktoren auf, die früher während der ganzen Entwickelung gewirkt haben und für das Erscheinen der typischen Cheliceren ausschlaggebend waren. Jetzt aber kommen im weiteren Entwickelungsverlauf neue Momente hinzu, die das Wiederverschwinden der Scheren bedingen und die Entwickelung der Cheliceren jedesmal in der Ontogonie in andere Bahnen lenken.

28) Dass die atmosphärische Luft das Wachstum des Beines auch auf indirektem Wege beeinflussen konnte, das zeigen uns die Experimente von Hyde (s. weiter unten.

Ähnlich mag es sich auch mit dem Kiemenbein der Arachnoideen verhalten. Eine Änderung in der Wachstumsrichtung ist überhaupt eine weitverbreitete Erscheinung. (Invagination der Gastrula, Taenia-Scolex, embryonale Vorgänge bei der Bildung des Amnion [Einsenkung des Embryo] und bei der Bildung verschiedener Hüllmembranen bei den verschiedenen Evertebraten, Bildung des Vorderdarmes etc.)

Aus dem Gesagten ist es klar, warum das Bein nicht in seiner Totalität, sondern nur einseitig ins Körperinnere wuchs. Die Zellen, welche die Kiemenblätter bei *Limulus* und Lungenblätter der Arachnoideen hervorbringen und welche, wie wir angenommen haben, bei den Arachnoideenvorfahren besonders empfindlich für die Wirkung der atmosphärischen Luft gewesen sein müssen, befinden sich bei diesen Gruppen nur auf der Hinterfläche der Beinbasis, die jüngsten von ihnen am meisten proximalwärts. Deshalb ist es kein Wunder, dass nur diese Stelle des Beines der Arachnoideenvorfahren nach innen zu wachsen begonnen hat, sobald die Kiemenfalten die neue Wachstumsrichtung eingeschlagen haben. Die Zellen der Vorder- und Seitenflächen des Beines und die Zellen seines distalen Endes dagegen produzieren keine Kiemenfalten, sie sind vielleicht von Anfang an zur Bildung des Beines und nur des Beines bestimmt; sie haben also eine andere Beschaffenheit und sie reagieren auf veränderte Verhältnisse anders, ändern auch ihre Wachstumsrichtung nicht, im Gegensatz zu der Hinterfläche der Beinbasis. Doch auch hier wird durch ungünstige Verhältnisse die Teilungsfähigkeit der Zellen geschwächt und schließlich zum Stillstand gebracht. Damit wäre zugleich auch die Antwort gegeben auf die oben aufgestellte Frage, warum das Bein zunächst nach außen wächst.

d) Frühzeitige Anlage des Lungensackes.

Es ist auch verständlich, warum der Lungensack in der Ontogenie so frühzeitig angelegt wird.

Naturgemäß muss während der embryonalen Entwickelung zuerst die Hinterfläche des Beines gebildet werden und eine gewisse Ausdehnung gewinnen, bevor die Falten angelegt werden; zuerst muss ja genügendes Zellmaterial für die Faltenbildung angesammelt sein. Da demnach die Hinterfläche des Beines aus Zellen besteht, welche für die Falten bestimmt sind und welchen also die Tendenz eigen ist in der Richtung nach dem Körperinnern zu wachsen, so ist es verständlich, warum die Hinterfläche der Beinbasis von vornherein ins Körperinnere in Form des Lungensackes zu wachsen beginnt, noch ehe die Lungenfalten angelegt werden. Erst wenn durch die Bildung des Lungensackes die Hinterfläche des Beines genügende Ausdehnung erreicht hat, können die äußeren und inneren

Faktoren dieselbe zur weiteren Faltungsbildung und dadurch zur Bildung der inneren Luftkammern veranlassen.

Und eben dieses frühzeitige Anlegen des Lungensackes hat vielfach dazu geführt, dass man ihm besondere Bedeutung, eine gewisse Selbständigkeit zuschrieb. Da das Bein in einer Richtung wächst (nach außen) und der Lungensack in der entgegengesetzten, so wird auch noch mehr der Eindruck hervorgebracht, dass beide selbständige Bildungen seien. Doch diese Selbständigkeit erweist sich eben als scheinbar, wenn wir annehmen, dass das Bein zu verschiedenen Zeiten seiner Entwickelung und in seinen verschiedenen Teilen (z. B. Vorder- und Hinterfläche) unter dem Einfluss der äußeren Verhältnisse in entgegengesetzten Richtungen wachsen kann, ebenso wie z. B. die Gastrula bei der Invagination.

e) Schemata, welche das oben Ausgeführte illustrieren.

Wir können die Einheitlichkeit in der Bildung der inneren Luftkammern und des Lungensackes durch folgende Schemata illustrieren.

In A_1 (Fig. 21) haben wir ein eben hervorsprossendes Bein eines Arachnoideenembryo. Die Zellen, welche die Wand dieser Beinanlage bilden, teilen sich im allgemeinen so, dass das Bein zunächst nach außen sich verlängert, wie der Pfeil auf der einen Seite und der untere Pfeil auf der rechten Seite der Fig. A_1 andeuten. Schon bald aber fangen die Zellen auf einer bestimmten Stelle der Beinhinterfläche, nämlich unmittelbar an der Beinbasis, an, sich nach dem Körperinnern zu vermehren, wie es der obere Pfeil der rechten Seite angibt. (Das geschieht vielleicht durch die Behinderung des Beines in seinem Längenwachstum, vielleicht infolge der unmittelbaren Wirkung der atmosphärischen Luft.) So entsteht die erste Anlage des Lungensackes.

Auf den nächsten Stadien (A_2 und folgende) beginnen sich die übrigen Zellen der Hinterfläche des Beines in ähnlicher Weise, in diesem Falle mehr nach dem Beininneren, zu vermehren, wie es die drei Pfeile andeuten, wodurch die inneren Luftkammern und die die letzteren trennenden Septen entstehen. Das Längenwachstum des Beines kommt bald zum Stillstand, wie es der Strich, mit kleinen Querstrichen an seinen Enden auf der Fig. A_2 und folgenden andeuten mag. Dagegen fährt die Hinterfläche der Beinbasis auch auf den folgenden Stadien (A_3, A_4, A_5) fort zu wachsen, und zwar immer ins Körperinnere hinein, wie es die Pfeile anzeigen. Es entstehen hierdurch neue Lungenblätter und zugleich wird der Lungensack tiefer; die Vorderfläche des Beines sinkt infolgedessen mehr und mehr zum Niveau der ventralen Körperwand, um hier

schließlich (A_5) als Operculum (*Op*), welches den Eingang (*sp*) in die Lungenhöhle zudeckt, zu verbleiben.

Bei *Limulus* (L_1 und L_2) dagegen vermehren sich die Zellen in allen Teilen des embryonalen Beines ausschließlich in der Richtung nach außen, wie es die Pfeile andeuten, wodurch das Bein immer länger wird und wodurch die von ihm abstehenden Kiemenblätter gebildet werden.

Und wenn der Übergang der Kieme in die Lunge langsam vor sich gegangen ist, wie es Kingsley annahm, und nicht plötzlich durch Mutation, so können wir zur Illustration dieser Übergangsstadien die entsprechenden Schemen von Kingsley folgendermaßen modifizieren (Fig. 22).

In *L* haben wir ein *Limulus*-Bein mit seinen Kiemenblättern. Die Pfeile deuten an, in welcher Richtung das Bein und die Kiemenblätter wachsen. (Die Querstriche in den Kiemenblättern sollen die Zellsäulen derselben darstellen.) In *Zw* ist ein Übergangsstadium dargestellt. Hier wächst die Hinterfläche an der Basis des Beines nach innen und bildet so zunächst einen rudimentären Lungensack. Die Falten wachsen hier nicht nur nach außen, sondern auch ins Beininnere (weil die Zellen in beiden Richtungen sich teilen), wodurch zwischen ihnen Vertiefungen entstehen, — die inneren Luftkammern (wie es andeutungsweise auch beim heutigen *Limulus* beobachtet wird, s. Fig. 18). Diejenigen Teile der Falten, welche im Innern des Beines liegen, ebenso die entsprechenden Zellsäulen werden durch punktierte Linien bezeichnet. Die nach außen ausgebildeten Teile der Kiemenfalten sind bereits kleiner geworden, entsprechend dem Verbrauch des Zellmaterials für die Ausbildung der Vertiefungen.

In *A* haben wir das Lungenbein der Arachnoideen. Hier ist das Bein durch einseitiges Wachstum seiner Basis in der Richtung nach dem Körperinneren (s. den Pfeil) zum Einsinken gebracht. Seine äußere Partie, welche früh zu wachsen aufhört (wie es der Strich mit den Querstrichen an den Enden andeutet), wird zum Operculum (*op*), welches den Eingang in den Lungensack (*sp*) zudeckt. Hier wachsen die Falten nur nach innen, weshalb sie alle mit allen ihren Zellsäulen mit punktierten Linien gezeichnet sind. Nur diejenigen Teile der Lungenblätter, welche die vordere Wand des Lungensackes bilden, entsprechen der äußeren Fläche der Kiemenblätter von *Limulus*, weshalb sie auch mit einer kontinuierlichen Linie dargestellt sind.

Der tierische Körper wird oft in zu schematischer Weise in seine einzelne Organe zerlegt, und zwar aus den Bedürfnissen des menschlichen Verstandes, alles in Schemen zu kleiden, um die Dinge besser überschen zu können. Wenn auch diese Schematisation an und für sich sehr begreiflich ist, so darf man andererseits niemals vergessen, dass diese Schemen doch keine Realitäten sind. So wird auch bei der Beschreibung der Lungenentwickelung, um die Dinge deutlicher darzustellen,

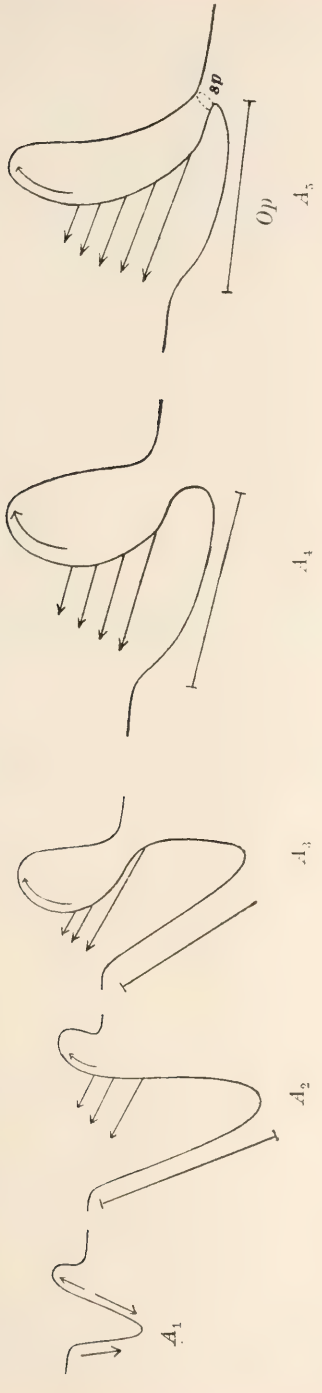


Fig. 21.

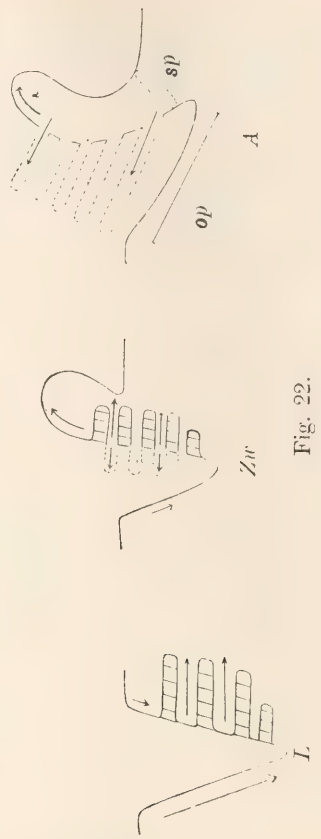


Fig. 22.

einfach gesagt, dass die Extremität von der ventralen Fläche hervorsprosst; dann entsteht hinter derselben ein Lungensack und die Extremität sinkt ein. Dadurch wird der Eindruck hervorgerufen, dass das Bein und der Lungensack zwei voneinander selbständige Organe sind, und diese Vorstellung wird in dieser Weise von unserem Verstand weiter behalten, wiederum aus dem oben erwähnten Bedürfnis nach der Schematisierung. In Wirklichkeit aber sind es wahrscheinlich keine gesonderten Organe und es ist zwischen ihnen keine Grenze zu ziehen, was wir oben schon auseinandergesetzt haben. Wir können uns auch eines bildlichen Vergleiches bedienen. Man betrachtet z. B. eine bewegte Meeresoberfläche und fasst eine Welle ins Auge, welche schließlich verschwindet; es entsteht dann, wie man zu sagen pflegt, eine „andere" Welle u. s. f. Ist es aber wirklich eine andere oder ist an ihrer Bildung zum großen Teil auch die früher entstandene Welle beteiligt? Es ist gewiss das letztere mehr wahrscheinlich, aber aus Bedürfnissen der Schematisation müssen wir sie eben als eine andere bezeichnen. So geht es aber meiner Ansicht nach mit allen Organen der Tiere mit der ganzen tierischen Morphologie, überall sehen wir „andere Wellen", d. h. andere Organe, überall ziehen wir zwischen ihnen möglichst scharfe Grenzen, immer aus diesem oft unheilbringenden Bedürfnis nach der Schematisation. Der tierische Organismus wird so aus einzelnen Organen zusammengesetzt betrachtet, wie etwa ein amerikanischer Bureauschreibtisch oder ein amerikanischer Bücherschrank aus einzelnen Kasten zusammengesetzt ist. Diese schematische Zerlegung führt man weiter, man zerlegt Organe auf einzelne Zellen immer in künstlicher Weise, wie es schon vor Jahren Whitman, Sachs u. a. auseinandergesetzt haben, und schließlich werden auch die Zellen, sogar unsichtbare Bestandteile der Zellen von Weismann ebenfalls in einzelne Kasten (Anlagen, Determinanten) zerlegt und damit wird der Kulminationspunkt dieser Bestrebung nach der Schematisation, der Endpunkt in dem Aufbau eines Kastensystems erreicht.

f) Mitosen auf der Beinhinterfläche als Beweis.

Wenn der Lungensack in der Tat passiv entsteht und durch das Wachstum der Beinhinterfläche gebildet wird, so müssen wir erwarten, dass das Zentrum der Zellbildung, durch welche der Lungensack entsteht, eben auf dieser Beinhinterfläche liegt und nicht auf der ventralen Wand des Körpers. Dass es in der Tat so sein dürfte, darauf weist eine Figur von Kautzsch, 1910 (s. Fig. 23 dieser Schrift) hin (welche aber von Kautzsch selbst anders gedeutet wird). Hier findet man auf der Beinhinterfläche des 9. Segmentes (wo die Trachee entsteht) zahlreiche Mitosen, keine solchen aber auf der ventralen Körperwand. Nach Purcell's Untersuchungen hat jedoch auch dieses Segment eine Vertiefung hinter dem Bein, welche dem Lungensack vollkommen homolog ist (vgl. *tr.prol* und *pulm.prol* auf der Fig. 29). Aus dieser Vertiefung entsteht der

Fig. 23.

laterale Stamm der Trachee, welcher demnach durch Umwandlung der Lungen entstanden sein muss. Hier, in diesem Trachealsack (wie ihn Purcell im Gegensatz zu dem Lungensack nennt) werden keine Falten hervorgebracht, und deshalb ist es hier besonders deutlich, dass diese intensive Zellbildung auf der Beinhinterfläche Beziehungen ausschließlich zur Bildung des Tracheensackes haben dürfte. Auch im Lungensegment werden wohl die Mitosen auf der Beinhinterfläche Beziehungen zu der Bildung des Lungensackes haben, doch dies wird hier verdeckt dadurch, dass sie gleichzeitig auch Lungenfalten zu bilden berufen sind. Diese Erklärung der zahlreichen Mitosen scheint mir wahrscheinlicher zu sein als die Vermutung von Kautzsch, wonach diese intensive Zellbildung die Rudimente der Falten andeuten könnte. (Allerdings wird auch von Kautzsch eine solche Vermutung im Anschluss an Simmons, 1894, mit großem Vorbehalt ausgesproehen.)

g) Das Schicksal des Abdominalanhanges im 9. (Tracheen-)Segment.

Purcell, 1909 und Kautzsch, 1910, äußern sich über das Schicksal der Extremität des trachealen Segmentes so, als ob diese einfach verschwände, ohne der Frage näher nachzugehen, wie und wohin sie verschwinden könnte. Ich glaube, dass wir auf Grund der regen Zellbildung, welche der Figur von Kautzsch zufolge (Fig. 23) auf der Hinterfläche dieser Extremität stattfindet, nicht einfach vom Verschwinden der Extremität sprechen können. Dies wäre nur dann möglich, wenn die Extremität schrumpfte und wegfiele oder resorbiert wäre. Alle diese Möglichkeiten für ein so junges und lebensfähiges Gewebe, wie das der embryonalen Extremität, können nicht angenommen werden.

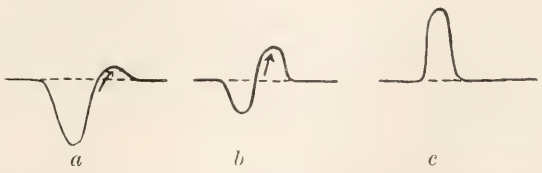


Fig. 24.

Wir müssen eher annehmen, dass durch die energische Zellteilung auf der Hinterfläche der Extremität, und zwar durch die Teilung gegen das Körperinnere hin, der Trachealsack entsteht, ebenso wie im vorhergehenden Segment der Lungensack. Bei diesem Wachstum ins Körperinnere, welches durch die Änderung in der Richtung der Zellteilung bedingt wird, stülpt sich die Extremität gewissermaßen langsam um und zwar beginnt sie sich umzustülpen an der Hinterseite ihrer Basis (Fig. 24). Schließlich geht die Extremität auf diese Weise vollständig in die Bildung des Trachealsackes auf, so dass sie im Gegensatz zum Lungenbein nicht einmal als Operculum auf der Oberfläche des Körpers zu sehen ist.

Allerdings, die Beschreibungen und Abbildungen von Kautzsch (s. Zitat weiter unten, auch Fig. 27) lassen noch die Vermutung zu, dass die Extremität als solche deshalb von der Körperoberfläche verschwindet, weil sie beim weiteren Wachstum des Embryo und seiner Segmente diesem Wachstum nicht nachkommt und deshalb abflachen und verstreichen muss. Sie ändert beständig ihre Lage und schon

während dieser Wanderung hat sie Gelegenheit genug, gedehnt zu werden und auf diese Weise abzuflachen und zu verstreichen.

Immerhin aber, die intensive Zellvermehrung auf der Hinterfläche einer solchen embryonalen Extremität (Fig. 23), welche trotz dieser Zellvermehrung nicht in die Länge wächst, macht mir ihre Beteiligung an der Bildung des Trachealsackes recht wahrscheinlich. Dies wird um so wahrscheinlicher, da an dem Verschwinden der homologen Lungenextremität gewiss nicht das Verstreichen der Extremität die Hauptrolle spielt, sondern ihr Einsinken ins Körperinnere, weil sie sich ja mit ihren Lungenblättern im Körperinnern als Lunge weiter erhält.

h) Ob die Abnormitäten die Kiementheorie stützen.

Nach Patten, 1896, kommen unter den *Limulus*-Embryonen sehr oft Abnormitäten vor, bei welchen die Thorakalbeine im eingestülpten Zustande wachsen. (Leider kann er aber nicht sagen, ob die betreffenden Beine in diesem Zustande von Anfang an so angelegt oder erst später eingestülpt werden, p. 28). Es kann aber sein, dass hier Abnormitäten vorkommen, bei denen auch die Beine des Abdomens eingestülpt sind, die nur zufällig nicht in die Hände von Patten kamen, wie er selbst es anzunehmen scheint. Nach ihm bilden solche Abnormitäten einen indirekten Beweis der Ansicht, dass die Lungen der Arachnoideen die eingestülpten kiementragenden Beine von *Limulus* seien, die sich für die Luftatmung umgeformt haben in der Weise, wie es von Lankester (und nach Patten auch von Kingsley) angenommen wurde. In der anderen Arbeit (Patten und Redenbaugh, 1900, I. Teil) heisst es: "we showed that there was a certain number of embryos in which one or more pairs of appendages were invaginated instead of evaginated. Transverse slits were thus formed along the sides of the head, resembling vertebrate gill slits and recalling to mind the lung books of Scorpions and Spiders (allerdings „in *Limulus* the appendages most frequently invaginated, the thoracic ones, are nat provided with gills")."

Diese Variationen scheinen auf den ersten Blick in der Tat die Theorie von Lankester zu stützen, welcher angenommen hat, dass sich das kiementragende Bein des Arachnoideenvorfahren vollständig und zwar vom distalen Ende aus einstülpt, so wie alle Kiemenblätter desselben ihrerseits umgekrempelt wurden. Doch Erwägungen von Laurie, 1892, Kishinouye, 1892 und Schimkewitsch, 1906, zeigen, dass die Lage der Lungenblätter auf der vorderen Wand des Lungensackes zu dieser Annahme im Widerspruch steht (s. oben, p. 27). Außerdem zeigten Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891 und Purcell, 1909, dass das Bein nicht vollständig von der Körperoberfläche verschwindet, sondern noch als Operculum auf derselben bleibt.

Aber immerhin zeigen uns diese Variationen, wenn das ganze Bein so leicht in eingestülptem Zustande wachsen kann, dass ebenso

leicht auch die Basis des Beines auf ihrer Hinterfläche, d. h. einseitig, in diesem eingestülpten Zustand wachsen könnte. Und zwar geht diese Einstülpung in der Embryogenese langsam vor sich, durch Änderung der Teilungsrichtung der Zellen, wie wir es angenommen haben. Auf diese Weise wird das Bein eingestülpt, aber nur zum Teil, so dass es mit seinen übrigen Teilen noch auf der Körperoberfläche bleibt und hinter sich einen Lungensack bildet. Es ist im Grunde genommen eine Modifikation der zweiten Lankester'schen Theorie (soweit es das Bein selbst und nicht die Lungenblätter betrifft), durch welche aber ganz andere Resultate zustande kommen als bei seiner Annahme. Die Änderung in der Zellteilungsrichtung hat bei unserer Auffassung nur einen bestimmten Teil des Beines betroffen.

i) Umrollungsprozess als mögliche Ursache des Einsinkens der Beine.

Wenn man die Abbildungen der verschiedenen embryologischen Arbeiten betrachtet, wo die Spinnen, Pedipalpen u. s. w. auf dem Stadium der sogen. Umrollung sich befinden (Fig. 25, 26 dieser Schrift), kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass gerade dieser Prozess das Einsinken der Extremität wenigstens zum Teil bedingt oder wenigstens begünstigt haben mag. Der Embryo ist auf einem gewissen Stadium auf der ventralen Fläche geknickt, Abdomen und Cephalothorax liegen nicht hintereinander, sondern parallel zueinander. Man hat dieses Stadium mit einem halb zugeklappten Taschenmesser verglichen. Bei solcher Lage würden die Abdominalbeine, wenn sie die Tendenz hätten, nach außen zu wachsen, an den Cephalothorax anstoßen und sich nicht weiter entwickeln können. Gerade deshalb mögen sie auf vielen abdominalen Segmenten zum Schwund gekommen sein, insoweit sie ohne Schaden für den Organismus verloren gehen konnten. Die Beine der Lungensegmente, welche die Kiemen tragen, durften aber nicht in Verlust geraten, weil sie die Respiration vermitteln. Da diese Extremitäten in ihrem Wachstum nach außen verhindert waren, fingen sie an, mehr gegen das Körperinnere zu wachsen, um auf diese Weise ihrer Hinterfläche genügende Ausdehnung zu verschaffen und die nötige Menge der respiratorischen Falten hervorzubringen.

Außer den Lungenbeinen sind noch die Spinnwarzen zurückgeblieben; das konnte ungehindert geschehen, weil sie äußerst klein sind und außerdem, weil sie bei den meisten Spinnen während der Entwickelung ganz nach hinten wandern.

Aus der Beschreibung von Kautzsch, 1910 (p. 568, 569) scheint hervorzugehen, dass die Beine dann einzusinken beginnen, wenn die Umrollung anfängt; also es scheint, dass beide Prozesse in zeitlichem Zusammenhange stehen.

Diese Umrollung, welche das Abdomen ganz an den Cephalothorax andrückt, sieht man auf den Abbildungen des Lehrbuches von Korschelt und Heider, 1892 (p. 566, 582, 585, 586, 590 und 609), auf den Abbildungen von Kautzsch, 1910 (Textfigur p. 551), von Laurie, 1894, Fig. 20, 21, von Schimkewitsch, 1906, Fig. 6—9, Taf. 1, von Gaugh, 1902, Fig. 1, 1 a, Fig. 6 u. 8).

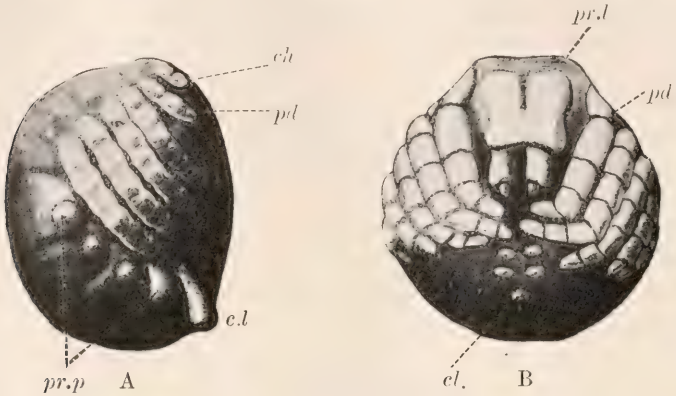


Fig. 25.

Man könnte vielleicht fragen, warum denn die Extremitäten des Cephalothorax nicht aus derselben Ursache verschwinden. Das ist aber sehr leicht damit zu erklären, dass die Beine des Cephalothorax viel höher, mehr dorsalwärts, an den Körperseiten befestigt sind und das Abdomen einfach umgreifen können.

Fig. 26.

Die Umrollung ist doch zweifellos eine sekundäre Erscheinung in der Entwickelung der Arachnoideen. Früher waren die Embryonen vermutlich so lang wie das Ei; die Nachkommenschaft der wasserbewohnenden Arachnoideenahnen verließ möglicherweise das Ei auf ziemlich frühen Entwickelungsstadien. Als diese Vorfahren zu Landtieren wurden, sind, so können wir annehmen, ihre Eier, welche auf dem Lande abgesetzt wurden, viel kleiner geworden. Umgekehrt, die Embryonen selbst mussten die Eier auf viel entwickelterem Stadium verlassen und einen möglichst großen Teil ihrer Entwickelung geschützt im Ei durchlaufen. Durch diese beiden Veränderungen — durch Größenzunahme des Embryo und Größenabnahme der Eier — war die Notwendigkeit der Knickung des Embryo geschaffen (oder allein durch die Größenzunahme

des Embryo). Andererseits wachsen die embryonalen Beine der spinnenartigen Tiere zunächst nach außen und waren bei den Vorfahren aller Wahrscheinlichkeit nach gut entwickelt und funktionsfähig und kamen in der Phylogenese erst später zum Einsinken. Wie wäre es nun, wenn wir diese beiden in der Entwickelung der Arachnoideen neu auftretenden Prozesse in einen zeitlichen und ursächlichen Zusammenhang bringen würden und zwar so, dass der zweite Prozess vom ersten abhängig gedacht wäre?

Wir müssen uns jetzt fragen, ob so stark ausgeprägte Umrollung und Einknickung auch bei den primitivsten der heute lebenden Arachnoideen vorkommt. Bei den Pedipalpi, die ja sehr viele primitive Merkmale bewahrt haben (Börner, 1904), ist die Einknickung sehr stark ausgeprägt (Laurie, 1894, Fig. 20, 21; Schimkewitsch, 1906, Fig. 8, 9, T. 1, Gough, 1902, Fig. 1, 1a, 6, 8). Doch ist dieselbe nicht so deutlich bei den Skorpionen. Nach den Abbildungen von Pereyaslawzewa, 1907 und Metschnikoff, 1870, 1871) zu urteilen (bei anderen Autoren sind keine diesbezüglichen Abbildungen und Beschreibungen zu finden), sind an dem Skorpionenembryo zwei Stellen vorhanden, an welchen er eingeknickt ist, einmal in der Region des 7., 8. und 9. Körpersegmentes, und zweitens ist das Postabdomen auf die Ventralfläche des Präabdomens zurückgeklappt. Die ventrale Fläche der Lungensegmente ist hier also an den Cephalothorax nicht angedrückt. Immerhin ist aber auch hier die Ventralfläche der Segmente durch Krümmung des Embryo viel kürzer geworden; außerdem mag die Krümmungsart der heutigen Skorpionen sekundär abgeändert sein, trotz des Umstandes, dass die Skorpionen in sonstiger Hinsicht so primitiv sind. Dies können wir schon aus dem Umstande folgern, dass bei den ausgestorbenen Skorpionen das Postabdomen viel breiter gewesen sein muss als bei den heutigen, wie es die silurische Art *Palaeophonus* zeigt. Das dünne und scharf abgesetzte Postabdomen ist wohl sekundär entstanden (Pocock, Schimkewitsch), vielleicht zur bequemeren Handhabung des Giftstachels (Pocock). Bei den Eurypteriden, die den Skorpionen so ähnlich sind und auch sehr nahe verwandt sein müssen, gehen Prä- und Postabdomen ineinander unmerklich über. Endlich spricht auch Embryologie der Pedipalpi dafür, dass die Reduktion des Postabdomens eine sekundäre Erscheinung ist (Schimkewitsch, 1903). Wenn aber dem so ist, so konnte die ursprünglich entstandene Krümmung auf ganz andere Segmente verteilt gewesen sein, und zwar so, dass die Lungenbeine in der Tat in ihrem Wachstum nach außen beeinträchtigt wurden.

Nach der Fig. 19 von Metschnikoff (1870, 1871) zu urteilen, ist die Ventralfläche einiger Lungensegmente von den Thorakalbeinen bedeckt, welche an diese Segmente einfach angepresst zu

sein scheinen, die Ventralfläche der anderen Lungensegmente dagegen durch das ventral zurückgeschlagene Postabdomen. Also schon aus diesem Umstand hatten hier die Beine keine günstige Gelegenheit zum Auswachsen. Es entsteht nun die Frage, warum das Pekten doch zur Entwickelung gelangen konnte. Diese Gebilde sind aber flach anliegende schmale Platten, die mit ihren distalen Enden weit voneinander divergieren und außerdem unter dem Schutze der Coxen der Thoraxbeine liegen.

Jedenfalls kann man nicht gut annehmen, dass diese rein mechanische Erklärung für das Einsinken und Verschwinden der Beine ausreichen könnte. Die Ursachen dazu müssen tiefer liegen, und außerdem müssen wahrscheinlich mehrere und verschiedene Ursachen in ihrer Wirkung nach derselben Richtung sich vereinigt haben. Andere solche Ursachen sind zum Teil oben angedeutet, zum Teil werden wir sie weiter unten besprechen. Immerhin aber mag, wie gesagt, dieser Umrollungsprozess den Einsenkungsprozess begünstigt haben.

Schließlich müssen auch die inneren Organe nicht ohne Einfluss gewesen sein; wenn sie auch nicht gerade aktiv die Beine einziehen konnten, so müssen sie doch passiv das Einsinken derselben ermöglicht haben, indem sie ihnen den Platz einräumten. Es dürfte nicht bloßer Zufall sein, dass die eingesunkenen Lungenbeine beim Skorpion zwischen den Darmeinfaltungen liegen, wie man es auf Brauer's Figur (1895, Textfig. 15, *d*) sieht.

So, wie es im vorhergehenden geschildert ist, habe ich mir die Sache anfangs vorgestellt. Jetzt aber scheint mir, dass die mechanische Wirkung des „Umrollungsprozesses" doch anderer Art sein könnte, wenn ein solcher Prozess in der Tat an dem Einsinken des Beines schuld ist.

Der Umrollungsprozess besteht darin, dass der Embryo, welcher zunächst stark nach der dorsalen Seite gekrümmt war, später in eine gerade entgegengesetzte, in die ventrale Krümmung übergeht. Bei dieser gewaltigen Gestaltungsänderung müssen die Zellen seiner dorsalen Fläche eine starke Dehnung erfahren und die der ventralen Fläche in demselben Maße gepresst werden. Unter einem solchen starken Druck stehen aber jetzt auch die Zellen der Beinbasis. Die Zellen, welche noch der Hinterfläche der Beinbasis angehören, zugleich aber ganz an der Grenze der Beinhinterfläche und der ventralen Körperwand liegen, teilen sich besonders intensiv, weil sie Lungenblätter produzieren. Die jüngsten Lungenblätter ebenso wie die jüngsten Kiemenblätter bei *Limulus* entstehen ja am meisten proximalwärts, am nächsten der Körperwand genähert. Es ist anzunehmen, dass solche junge Zellen, welche immerfort neue Zellen produzieren und welche deshalb in ihrer Form nicht

erstarrt sein können und noch kein Chitin auf ihrer Oberfläche ausscheiden konnten, bei dem Umrollungsprozess eine sehr starke Veränderung ihrer Form erleiden müssen, wodurch die ganze Beinbasis zum einseitigen Einstülpen gebracht wird. Je intensiver die Zellen der Beinbasis zum Zwecke der Faltenbildung sich vermehren, desto mehr werden sie sich gegenseitig drücken. Und je mehr die Umrollung fortschreitet, desto mehr werden die Zellen dieses Teilungszentrums an der Beinbasis ins Körperinnere gedrängt. Diesen Eindruck bekommt man, wenn man das weiter unten angeführte Zitat aus der Arbeit von Kautzsch und die aus dieser Arbeit entnommenen Abbildungen (Fig. 27) berücksichtigt.

Die Gastrulation hat man geglaubt, auf eine einfache Änderung der Zellgestalt zurückführen zu können (s. Korschelt und Heider, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Allgemeiner Teil). Und ganz ähnliches kann man auch hier annehmen. Schon durch die Änderung der Zellgestalt muss die Kernspindel in den sich teilenden und sich gegenseitig drückenden Zellen eine andere Stellung einnehmen und infolgedessen müssen diese Zellen in anderer Richtung sich vermehren (wie es die Experimente und Spekulationen von Hertwig zeigen).

Wenn auch beim Skorpion der Umrollungsprozess nicht so stark ausgeprägt zu sein scheint wie bei den Pedipalpi und den anderen Arachnoideen, so ist doch die Krümmung des Embryo immerhin stark genug, die betreffenden Zellen in der geschilderten Weise durch gegenseitige Pressung ins Körperinnere zu zwingen (s. Pereyaslawzewa, 1907, Fig. 1, Taf. IV—V) und dies um so mehr, da in den betreffenden Beinanlagen, infolge des Lebens auf dem Lande, die Tendenz zum Wachstum bis zur normalen Größe sowieso abgeschwächt sein musste.

Demnach wachsen die Beine nach außen so weit, wie sie es bis zur Umrollung fertig bringen können. Bei Beginn derselben wird ihre Basis mehr und mehr von hinten ins Körperinnere eingestülpt, und von nun an wächst die Hinterfläche der Beinbasis mit ihren Faltenanlagen ins Körperinnere ein, etwa so, wie das Entoderm der Gastrula nach innen wächst. Dadurch entsteht der Lungensack und durch die Bildung desselben wird nunmehr auch der vor der Umrollung nach außen ausgewachsene Teil des Beines passiv zum Einsinken gebracht.

Die Beine des Trachealsegmentes sind durch die Wirkung der Umrollung so eingestülpt worden, dass sie im weiteren Verlauf der Entwickelung von der Körperoberfläche vollkommen verschwinden. Die Lungenbeine werden aber, da sie Lungenblätter tragen, nur soviel von hinten her eingestülpt, dass sie noch als Operculum an der

Bildung der äußeren Körperfläche sich beteiligen[30]). Die letzteren zwei Beinpaare werden — und zwar vielleicht ebenfalls durch denselben Umrollungsprozess — ganz an das hintere Körperende gebracht.

Nachdem die vorliegende Schrift bereits in Korrektur war, ist mir die Arbeit von Reuter 1909 über die Acariden zugänglich geworden. Aus derselben ist zu entnehmen, dass dieser Autor in gewisser Hinsicht dem Umrollungsprozess eine ähnliche Bedeutung zuschreibt, wie ich es auf den vorhergehenden Seiten, ohne die Arbeit von Reuter gekannt zu haben, getan habe.

Allerdings wird der Umrollungsprozess von ihm in erster Linie für die Erklärung des gänzlichen Schwundes der opisthosomalen Extremitäten bei den Acariden herangezogen; es wird ihm nicht die allgemeine Bedeutung beigemessen, wie ich es supponiert habe. Er schreibt (p. 76): „Dass nämlich gerade bei den Milben ein Verlust der wahrscheinlich einst vorhandenen opisthosomalen Extremitätenanlagen zustande gekommen ist, scheint mir eben durch die bei der Reversion des Embryo stattfindenden Vorgänge recht verständlich zu sein. Durch den Umrollungsprozess, welcher . . . bei den Acariden in gewisser Hinsicht abweichend von demjenigen anderer Arachnoiden, wie der Skorpionen, Araneen etc., verläuft, wird nämlich ein beträchtlicher Druck auf die ventrale Fläche der noch vorhandenen Opisthosomalsegmente ausgeübt . . ."

Da die opisthosomalen Extremitäten bei den Acariden verschwinden, so müssen nach Reuter mit ihnen auch die opisthosomalen Tracheen sich rückbilden, da diese die nächsten Beziehungen zu den Beinanlagen haben. Als Ersatz dafür sind bei den Acariden die Tracheen auf dem Prosoma als Neubildung, aus ganz anderer Grundlage (wahrscheinlich aus Hautdrüsen), zur Entwickelung gekommen.

Bei den Pedipalpen sollen nach Reuter die Extremitäten ähnlich wie bei den Acariden stark rückgebildet sein (stärker als bei den Skorpionen und Araneen). Aber sie sind hier „dennoch in dem Maße in rudimentärem Zustande vorhanden, dass sie eben noch das für die Ausbildung der Respirationsorgane nötige Bildungsmaterial liefern können" (im Gegensatz zu den Acarinen). Welche Ursachen diese weitgehende Rückbildung bei den Pedipalpen bedingt hatten, ist bei Reuter nicht klar einzusehen. Es scheint, dass der Autor die Rückbildung der opisthosomalen Beine eher auf eine allgemeine Tendenz zur Rückbildung dieser Körperpartie zurückführt als auf den Umrollungsprozess. Nach ihm entstehen ja die ersten Anlagen der opisthosomalen Respirationsorgane bei den Pedipalpen und Araneen „stets erst nach oder doch am Ende der Reversion" (p. 76). Und dann könnte der Umrollungsprozess bei den Pedipalpen doch keine mechanische Wirkung auf die Beinanlagen ausüben.

Immerhin der Hauptunterschied gegenüber meiner Auffassung liegt hier hauptsächlich nur darin, dass ich die Bedeutung dieses embryonalen Vorganges von vornherein als für alle Arachnoideen geltend gedacht habe und ihn nicht nur für den Verlust der Abdominalbeine, sondern auch für die Umformung der Kiemenbeine zu Lungen bereits bei den Arachnoideenvorfahren verantwortlich machen möchte (in Verbindung mit anderen Ursachen). Auch wäre der Umrollungsprozess meiner Auffassung nach eine Ursache, welche das Wachstum der Kiemenbeine nicht gänzlich unterdrückt, sondern deren basale Teile eher zum Auswachsen in anderer Richtung veranlasst.

In diesem Zusammentreffen von zwei Ansichten über die mechanische Wirkung der Umrollung sehe ich den erfreulichen Beweis, dass dieser Gedanke jedenfalls weiterer Prüfung verdient.

---

30) Den Versuch einer mechanischen Erklärung des Umrollungsprozesses selbst findet man bei Morin, 1888 (p. 42—53; Textfigur auf p. 43).

Einen Beweis für die supponierte Bedeutung der Umrollung in bezug auf die Acariden sieht Reuter unter anderem in der Tatsache, dass das 4. prosomale Beinpaar, welches vor der Reversion bereits weit entwickelt ist, nach der Reversion, offenbar durch den dabei ausgeübten Druck, bis auf ein maginalscheibenartiges, in die Körperwand eingesunkenes Gebilde reduziert wird (p. 76, 126ff.). (Eben dadurch entsteht die sechsbeinige Larve. Erst viel später werden diese Beine wieder hervorsprossen.)

Diese Tatsache lässt sich natürlich auch für unsere Auffassung verwerten. Die ersten Abdominalbeine der lungenatmenden Arachnoideen werden demnach durch den Druck während der Umrollung ebenso zum Einsinken in den Körper gebracht, wie das 4. prosomale Beinpaar der Acariden nach Reuter.

In bezug auf die opisthosomalen Lungenbeine hat aber der mechanische Druck der Reversion insofern eine andere Wirkung, als hier die Beine, einmal zum Einsinken veranlasst, später niemals mehr zum Vorschein auf die Körperoberfläche kommen; sie werden in ihrem basalen Teile eben dauernd zum Auswachsen in der Richtung gegen das Körperinnere gezwungen.

Die Lunge entspricht nur dem Basalteile der Merostomenbeine.

Im Vorhergehenden war die Umwandlung der Kiemen in Lungen so dargestellt, dass das embryonale Bein eines merostomenartigen Tieres beim Übergang zum Landleben in seinem Längenwachstum gehindert war und nur in seinem basalen Teile ungehindert fortwuchs und zwar ins Körperinnere. Nach dieser Vorstellung muss man also annehmen, dass die Lunge hauptsächlich aus dem basalen Teile des ursprünglichen Beines hervorgeht. Diesen letzteren Umstand hat bereits Börner 1904 hervorgehoben. Und wir können mit ihm (1904, p. 139, 140) vergleichend-anatomisch diese embryonale Beinanlage der Arachnoideen hauptsächlich dem Basipodit des Merostomenbeines gleichsetzen; der Telopodit dieses Beines wäre in der Extremitätenanlage der Arachnoideen gar nicht zur Entwickelung gelangt oder höchstens auf einem ganz undifferenzierten Stadium stehen geblieben.

Nur im Genitalsegment der Pedipalpen sollen nach Börner noch Reste der Telopodite als Genitalanhänge nachzuweisen sein, wodurch die Pedipalpen in dieser Hinsicht sich als die ursprünglichsten Arachnoideen erweisen würden.

Die Voraussetzung, dass die Merostomenbeine in den Arachnoideenlungen nur in ihrem Basalstummel erhalten sein können, macht die Frage zu einer nebensächlichen, wie die Telopodite dieser Beine der Arachnoideenvorfahren gebaut waren — etwa so wie bei *Limulus* oder so wie bei der neuentdeckten *Sidneyia* gebaut zu sein scheinen, denn die Beschaffenheit der sich rückbildenden Telopodite konnte auf den Gang der Umformung der Beine zu Lungen keinen besonderen Einfluss ausüben.

k) Verschwinden der abdominalen Beine vom Standpunkt der Statik und Mechanik des Arachnoideenkörpers.

Die abdominalen Schwimmfüße der Merostomen sind also bei den Arachnoideen nicht mehr als solche erhalten. Sie sind zum Teil eingesunken (die Beine der Lungensegmente), zum Teil in höckerartige Rudimente, die Spinnwarzen, umgewandelt, zum Teil ganz spurlos verschwunden.

Was aber auch die unmittelbaren Ursachen dieser Veränderungen an den Beinen in jedem einzelnen Falle sein mögen, eines ist klar, dass diese abdominalen Beine schon aus statischen und mechanischen Gründen von der ventralen Körperfläche verschwinden mussten (resp. höchstens als kaum bemerkbare Rudimente in Gestalt von Spinnwarzen zurückbleiben konnten). Die abdominalen Extremitäten der merostomenartigen Arachnoideenahnen — wohl Schwimmfüße wie bei dem jetzt lebenden *Limulus* — waren bei dem Landleben belanglos. Wenn sie hier einigermaßen für die Lokomotion von Nutzen sein sollten, so hätten sie länger werden müssen, so lang wie die Füße des Cephalothorax. Es würden dann Tiere mit vielen Beinpaaren entstehen. Das geschah aber nicht und konnte aus statischen und mechanischen Gründen auch nicht geschehen.

Die Tiere, die sich auf dem Lande rasch bewegen, haben im allgemeinen ziemlich lange Beine, so wie es gute Läufer: Pferde, Giraffen, Strauße, der Mensch — zeigen. So wurden bei den Arachnoideen die Beine, soweit sie nicht verschwanden, ziemlich lang und sogar bei den guten Läufern recht lang. Nur bei den primitiven und schwerfälligen Skorpionen sind sie ziemlich kurz geblieben. Aber für die rasche Bewegung ist noch ein anderes Moment maßgebend: es muss die Berührungsfläche des Körpers mit dem Boden möglichst klein sein, damit der Reibungswiderstand möglichst gering ist. Und wenn der Körper zu diesem Zwecke sich vom Boden mittels der Extremitäten einmal erhoben hat, so hängt aus diesem Grunde der weitere Fortschritt in der Bewegungsfähigkeit nunmehr von der Abnahme der Zahl solcher Extremitäten ab, wie es Wimmer 1905 in seinem interessanten Buche ausführt. So stellt die Reihe: Tausendfüßer mit vielen Beinen, Arachnoideen mit 4 Beinpaaren, Insekten mit 3 Beinpaaren, Tetrapoden unter den Vertebraten mit 2 Beinpaaren und der Mensch mit 1 Beinpaar vom Standpunkt der Dynamik eine progressive Reihe dar, ebenso wie die ein- und zweizehigen Tiere einen Fortschritt gegenüber den fünfzehigen bedeuten.

Aus diesem Grunde würden landlebende Nachkommen der Merostomen mit langen prosomalen und ebenso langen abdominalen Beinen, also im ganzen mit sehr zahlreichen Beinpaaren, in dyna-

mischer Hinsicht keine günstige Tierform darstellen und kaum existenzfähig sein.

Aber die abdominalen Beine konnten auch nicht in der Form erhalten bleiben, wie sie bei den wasseratmenden Merostomen vorhanden waren und zwar auch nicht einmal in rudimentärer Form. Sie mussten von der ventralen Körperoberfläche verschwinden und zwar nicht nur, weil sie nutzlos waren, nicht nur, weil ihre Ausbildung bei ihrer Nutzlosigkeit eine Verschwendung des Materials bedeutete, sondern vor allem wieder aus mechanischen Gründen, wie es mir scheinen will. Solche abdominale Extremitäten vergrößern doch immer das Gewicht des Abdomens, ohne es zu stützen. Nach Wimmer liegt der Schwerpunkt des Spinnenkörpers infolge des massigen Hinterteiles sowieso in ziemlich ungünstiger Lage, nämlich in diesem Abdomen, daher exzentrisch zum eigentlichen Stützapparat, welcher von den cephalothorakalen Beinen gebildet wird. (Die Insekten zeigen nach Wimmer in dieser Beziehung günstigere Verhältnisse, weil bei ihnen durch die Ausbildung des Kopfes ein Gegengewicht zum Abdomen geschaffen wurde, „wodurch der Schwerpunkt des Gesamtkörpers vorteilhafterweise mehr gegen den Stützapparat hin verlegt wird"). Wenn es in der Tat so ist, so können wir uns weiter leicht vorstellen, dass noch größere Beschwerung des Hinterleibes durch nutzlose Extremitäten gar nicht zulässig war. Und so mussten die abdominalen Beine, soweit sie nicht andere wichtige Funktionen übernommen hatten, vollständig verschwinden, resp. möglichst klein werden (Spinnwarzen) oder wenigstens ins Körperinnere einsinken (Lungenbeine). Aber nicht nur durch ihr Gewicht waren sie vermutlich schädlich. Die abdominalen Beine von *Limulus*, wie alle Beine, hängen im Zustande der Ruhe vom Körper frei ab. Wenn die Merostomen, beim Übergang zum Landleben, ihre den Boden nicht erreichenden Abdominalbeine in voller Ausbildung beibehalten hätten, so würden diese das Gleichgewicht des Körpers und die Lokomotion schon dadurch gestört haben, dass sie sich hin- und herbewegen und durch diese pendelnde Bewegung die Intensität der Vorwärtsbewegung herabsetzen. Damit dies vermieden würde, mussten sie an den Körper durch Muskeln angedrückt werden, was eine Vergeudung der Muskelenergie wäre, oder sie müssten an den Körper heranwachsen, resp. in den Körper einsinken, wenn sie wegen ihrer anderen Funktionen nicht ganz verschwinden sollten. Und das letzte geschah eben mit den Lungenbeinen.

Von dem Standpunkte der Mechanik ist auch recht begreiflich, warum sich bei den meisten Arachnoideen das Abdomen, das ja nicht von den eigenen Extremitäten unterstützt war, verkürzte. Nur die älteren Formen, wie Skorpione, haben einen gegliederten und langen Hinterleib; bereits bei den Pedipalpen tritt eine Ver-

ringerung ein. Aber auch bei den Skorpionen konnte dieses lange Abdomen, wie es mir scheinen will, nur deshalb erhalten bleiben, weil sein hinterer Teil (Postabdomen) recht dünn wurde und bei Gefahr und beim raschen Laufen nach dem Rücken umgeschlagen getragen werden konnte. Dadurch wird dem Übel, dass beim langgestreckten Abdomen der Schwerpunkt zu weit exzentrisch vom Stützapparat liegt, abgeholfen. Außerdem bilden vielleicht die Scheren des 2. Extremitätenpaares, die bei Skorpionen so massig entwickelt sind, ein Gegengewicht zum schweren Abdomen, wodurch der Schwerpunkt doch nicht so weit vom Stützpunkt verlegt wird, wie es sonst der Fall wäre. Vielleicht ist auch die Entstehung der Tracheen aus denselben Gründen zu erklären. Die mit Luft gefüllten Tracheenröhrchen, welche die Blutgefäße ersetzen, müssen das Abdomen viel leichter machen (resp. demselben erlauben, sich umfangreicher zu gestalten ohne übermäßig schwer zu werden). Die Tracheen der dipneumonen Araneiden befinden sich hinter den Lungen, wodurch das Abdomen in vorteilhafter Weise gerade in seinem kaudalen Teile erleichtert wird.

Und gerade mit Rücksicht auf die Statik und Mechanik des Tierkörpers können wir, meiner Ansicht nach, nicht von langen Reihen von Übergangsformen in der Evolution sprechen. Denn solche Übergangsformen, die vielfach in phylogenetischen Betrachtungen aufgestellt wurden, sind doch wohl sehr oft vom Standpunkte der Mechanik des tierischen Körpers einfach Dinge der Unmöglichkeit. Wenn eine Tierart die Form ihres Körpers etwa beim Wechsel ihrer Lebensweise ändert, so geschieht es offenbar sehr rasch und wohl sehr oft auf dem Wege der Mutationen. Die alte Form, welche im Sinne der Mechanik des Tierkörpers ein bestimmtes Gleichgewicht darstellte, muss rasch in das andere Gleichgewicht übergeführt werden, welches durch eine andere Form repräsentiert wird, denn das Mittelding zwischen ihnen ist wohl meistenteils aus mechanischen Gründen entweder ganz unmöglich oder in seiner Leistungs- und somit auch in seiner Existenzfähigkeit etwas gar zu Unvollkommenes. Es ist wohl in diesem Sinne der Mutation in der phylogenetischen Entwickelung eine große Rolle zuzuschreiben.

l) Differenzen zwischen den Theorien von MacLeod und Kingsley.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, wie Kingsley die phylogenetischen Veränderungen, welche an abdominalen Beinen sich vollzogen haben, auf seinen Schemen darstellt und wir haben weiter gesehen, dass die ontogenetischen Vorgänge von Purcell ganz ähnlich beschrieben wurden. MacLeod hat aber diese Umwandlung der Kiemenbeine in die Lungen etwas anders gedeutet. Nach ihm hört das Bein deshalb auf, vom Körper abzustehen, weil es mittels seiner lateralen Ränder der ganzen Länge nach an die ventrale Körperwand anwächst. Kingsley und Purcell sprechen aber nichts von solcher Verwachsung, dafür aber Ivanič 1912 in seiner vorläufigen Mitteilung. Nach dem letzteren Autor entsteht hinter der Extremität eine Grube, in welche die Anlage der Lunge zu liegen kommt und „der freie Rand der Extremitätenanlage verwächst dann symmetrisch mit dem dieser Grube". Diese Darstellung der ontogenetischen Vorgänge steht schon mehr im Einklang mit den theoretischen Vorstellungen von MacLeod. Den Unterschied in den Auffassungen von Kingsley und MacLeod können wir folgendermaßen präzisieren. Nach MacLeod verwächst das Bein mit der Körperwand ohne dabei

rudimentär zu werden. Dazu musste er aber eine andere Voraussetzung machen, nämlich die, dass die Segmente des Körpers länger wurden, damit die Beine ihrer ganzen Länge nach mit der Ventralfläche dieser Segmente verwachsen können. Dementsprechend entsteht das Spiraculum nach ihm dadurch, dass am distalen Ende des Beines die Verwachsung des Beinrandes mit dem Körper ausbleibt, wodurch eine Öffnung geschaffen wird, welche in die darunterliegende Grube führt.

Nach Kingsley dagegen bildet sich ein Spiraculum deshalb, weil das Bein einsinkt und dabei die frühere Eingangsöffnung in den Lungensack zum Teil ausfüllt und verengert. Kingsley hat zum Ausgangspunkt seiner Theorie den ontogenetischen Vorgang genommen, und deshalb erscheint bei ihm das Bein bereits in rudimentärer Form, resp. lässt er das Bein auf verschiedenen phylogenetischen Stufen einsenken, ehe es noch seine volle Größe in der Entwickelung der betreffenden Form erreicht hat, wie es auch heute bei den Spinnen geschieht. Wenigstens müssen wir die Schemen Kingsley's so interpretieren[31]). Entsprechend der Einsenkung, auf einem früheren Stadium, wo das embryonale Bein noch sehr klein ist, ist auch die Einsenkung hinter dem Beine zunächst klein und ebenso ihre Eingangsöffnung, weshalb diese direkt zum Spiraculum werden konnte, ohne dass durch nachträgliche Verwachsungen diese Öffnung noch mehr eingeengt werden müsste.

Nach dem Einsinken muss aber das Bein (jetzt im Innern des Lungensackes) doch weiter wachsen. Kingsley führt es in seiner kurzgefassten Beschreibung der Schemen nicht weiter aus, aber auch er wird es angenommen haben müssen. Jedenfalls fährt die Lunge noch lange nach dem Einsinken des embryonalen Beines fort, sich weiter zu entwickeln. Wenn das Bein dabei nicht wachsen würde, so würde das Wachstum der ganzen Lunge nur durch das Wachstum des Lungensackes bedingt sein. Dann würde aber der Lungensack viel größer werden als das Bein und also nicht die ganze Vorderwand des Lungensackes die Hinterfläche des Beines darstellen. Es wäre dann aber unbegreiflich, warum die Lungenblätter, die doch ursprünglich dem Beine gehören, sich mit ihrer Basis quer über diese ganze Vorderwand ausdehnen. Also auch Kingsley muss unbedingt annehmen, dass das Bein nach der Einsenkung weiter wächst und zwar seitlich, in die Breite und auch in die Tiefe des Lungensackes, um die nötige Zahl der Falten hervorzubringen.

Wie steht es aber mit dem Lungensack, wenn wir ihn als etwas vom Bein Unabhängiges betrachten?

Er muss auch weiter wachsen; wächst er dann unabhängig vom Bein und etwa so, dass beide Gebilde dabei gleichen Schritt halten? Eine unmögliche Annahme, zu welcher wir kommen, wenn wir den Lungensack und das Bein als gesonderte Bildungen betrachten. Wenn das Bein bei Kingsley's Auffassung auf einem frühen Stadium seiner Ausbildung ins Körperinnere einsinkt und wenn es deshalb im Lungensack weiter wachsen muss und zwar dorsal (gegen das Körperinnere) und in die Breite (median- und lateralwärts), ist es dann nicht viel wahrscheinlicher, auf eben dieses Wachstum des Beines ins Körperinnere die Bildung des Lungensackes von vornherein zurückzuführen als umgekehrt, das Einsinken des Beines durch die Entstehung des Lungensackes zu erklären! Wir nehmen also dann an, dass das Bein das aktive Element darstellt. Indem sich an seiner Hinterwand die Zellen in rascher Teilung in der Richtung gegen das Körperinnere vermehren, zieht es die ventrale Körperwand mit sich ins Körperinnere hinein und stülpt sie in Form des Lungensackes ein. Nur dann können wir Kingsley zustimmen, dass die ganze Vorderwand des Lungensackes in ihrer ganzen vertikalen Ausdehnung von der Eingangsöffnung bis in die Tiefe des Lungensackes (wo die jüngsten Falten

31) Wenn das Bein nicht kleiner wurde, so könnte man nicht begreifen, wie es einsinken konnte, ohne dass die Segmente größer wurden. Wenn das Bein bei den Vorfahren erst rudimentär wurde und dann einsank, ohne nachher weiter zu wachsen, so wäre es unbegreiflich, wie es zahlreiche Falten hervorbringen konnte.

liegen) nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität ist[32]). (Dass eben dem Bein die aktive Rolle bei diesem Einsinken zukommt, das beweist, wie wir sahen, eine Abbildung von Kautzsch, wo zahlreiche Mitosen die intensive Zellbildung an der Hinterfläche des Beines verraten, wobei nichts Entsprechendes auf der ventralen Körperwand zu beobachten ist.)

m) Funktion der Kiemen nach der Umwandlung.

Wenn die genannten Veränderungen an dem Kiemenbein der Arachnoideenvorfahren sich vollzogen haben, so wurde doch die Funktion der so umgeformten Kiemen kaum besonders verändert im Vergleich zu den echten Wasserkiemen. In der Tat, diese letzteren können, wie es Krebse und Fische zeigen, ganz gut auch in der feuchten Luft funktionieren. Andererseits muss in den Luftsäcken der umgeformten Kiemen die Atmungsluft ebenfalls feucht sein, da die tiefen Falten die aus dem Körper durch die Lungenblätter ausgeschiedene Wasserdämpfe nicht so rasch entweichen lassen. Also die Zellen der Lungenblätter atmen offenbar ebenfalls in der feuchten Atmosphäre, wie die Kiemen etwa einer Krabbe am Meeresufer, nur ist hier die Feuchtigkeit nicht von außen, sondern vom Körper selbst geliefert. Auch die topographischen Beziehungen der umgewandelten Kiemen zu dem Blutgefäßsystem und zu den anderen Organen sind nicht wesentlich anders geworden. Diese Erwägung erlaubt uns um so leichter, an die Umwandlung der Kiemen in die Lungen zu glauben.

n) Reduktion der Abdominalbeine, betrachtet im Zusammenhang mit der allgemeinen Reduktionstendenz des Abdomens.

Viele Zoologen nehmen an der Annahme der Homologie von Kiemen und Lungen deshalb Anstoß, weil bis jetzt keine absolut zuverlässige Erklärung für das Verschwinden der Abdominalbeine gegeben wurde. Das Einsinken der Beine aber ist schließlich nicht unbegreiflicher — gleichgültig, ob wir eine Erklärung dafür finden oder nicht — als andere Veränderungen im Arachnoideenkörper, deren stufenweises Fortschreiten wir (wohlbemerkt) von *Limulus* durch die ganze Arachnoideenreihe verfolgen können, so z. B. die

32) Am Schluss dieser Arbeit angelangt, habe ich bei nochmaliger Durchsicht der Arbeiten von Kingsley bemerkt, dass in der Arbeit von 1885 auch Kingsley die Bildung der Luftkammern und die Entstehung des Lungensackes auf ein und dieselbe Ursache zurückführt (p. 538, 539); doch wird dieser Gedanke von ihm nicht weiter ausgeführt und in der Arbeit von 1893 kommt er auf denselben nicht mehr zurück. Außerdem wird von ihm die gemeinsame Ursache für die Bildung der Luftkammern und des Lungensackes nicht in der unmittelbaren Wirkung des äußeren Mediums erblickt, sondern in dem neu entstandenen Bedürfnis, die Kiemen durch die verborgene Lage zu schützen.

Konzentration des Nervensystems oder die Verschiebung der abdominalen Segmente nach vorne.

Es wäre auch möglich, dass allen genannten Umformungen des Cheliceratenkörpers (das Einsinken der Beine inbegriffen) eine und dieselbe Ursache zugrunde liegt.

Die Konzentration des Nervensystems beginnt bereits bei *Limulus* und zeigt bei ihm ganz dieselbe Tendenz, welche auch für die Arachnoideen charakteristisch ist; was wir bei den Arachnoideen treffen, ist eine direkte und unmittelbare Fortsetzung des Prozesses, welcher bei *Limulus* in recht typischer Weise seinen Anfang nimmt.

Bei *Limulus* wird nämlich das 1. abdominale Beinpaar (Genitaloperculum), trotz seiner Zugehörigkeit zum Abdomen, von der cephalothorakalen Nervenmasse innerviert, genau wie beim Skorpion. In diese Nervenmasse müssen aber bereits mindestens 1, vielleicht aber sogar noch 2 andere abdominale Ganglien einbezogen sein, weil das Segment des Genitaloperculums jedenfalls nicht das erste des Abdomens ist[33]).

Der Skorpion zeigt uns die nächste Stufe in diesem Verschmelzungsprozess. Hier sind bereits 4 Abdominalganglien in den cephalothorakalen Ganglienkomplex einbezogen (Brauer 1895, Police 1900). Parallel damit schieben sich die abdominalen Segmente mehr und mehr nach vorne und zwar so, dass das erste von ihnen dabei zum Verschwinden kommt (Brauer). Auch dieser letztere Prozess ist bereits bei *Limulus* angebahnt (nach den Angaben von Kishinouye zu urteilen).

Eine weitere Konzentrationsstufe des Nervensystems finden wir bei *Telyphonus*, während den höchsten Grad der Konzentration die Araneiden und Acariden aufweisen.

Börner 1904, p. 59 sagt, dass das Nervensystem von *Telyphonus* „in gewissem Sinne eine Art Mittelstellung zwischen dem der Skorpione einer- und dem der Araneen andererseits einnimmt". „Während bei den Skorpionen noch 7 Mittel- und Hinterleibsganglien vorhanden sind, finden wir bei *Telyphonus* nur noch 1 mesosomales, welches im 8.—9. opisthosomalen Segment gelegen und wahrscheinlich aus der Verschmelzung der letzten 5 embryonalen Ganglienpaare (8.—12.) hervorgegangen ist." „Bei den Tarantuliden und den Araneen endlich können wir an ausgebildeten Tieren keine Spur eines Ganglions mehr im Hinterleib nachweisen" (p. 59)[33a]).

Während der Ontogenie, und zwar selbst der höchststehenden Arachnoideen, können wir diese Zurückziehung der im Abdomen gesondert angelegten Ganglienpaare aus dem Abdomen in den

33) Vor ihm liegt zuerst das von Kishinouye gefundene embryonale abortive Segment. Wenn sich ferner die Chilarien als Extremität erweisen sollten und einem selbständigen und nicht etwa dem 7. abortiven embryonalen Segment zuzurechnen wären, so würden in diesem Falle 3 Ganglienpaare des Abdomens mit der cephalothorakalen Nervenmasse verschmolzen sein, andernfalls nur 2.

33a) Außer den Pedipalpen ist ein solches Ganglion noch bei Solpugiden, Cherneteden und Mygaliden (unter den Araneiden) zu finden.

Cephalothorax beobachten als Rekapitulation der phylogenetischen Entwickelung.

Wenn nun die abdominalen Beine der Arachnoideen verschwinden, resp. einsinken und ihre lokomotorische Funktion einbüßen, so liegt darin im Grunde genommen auch eine Art Konzentration des lokomotorischen Apparates vor und zwar wieder zugunsten des Cephalothorax. Dieser Vorgang könnte, wie gesagt, vielleicht durch dieselben Kräfte verursacht sein, durch die auch das Verschwinden des abdominalen Segments, die Verschiebung sämtlicher abdominalen Segmente nach vorn[34]), und die Zurückziehung der abdominalen Ganglien aus dem Abdomen in die Cephalothorax bewirkt worden sind.

Alle diese Vorgänge sind offenbar der Ausdruck einer allgemeinen Tendenz zur Verkürzung des Abdomens, einer Tendenz, welche dem Arachnoideenkörper innewohnt und welche bemerkenswerterweise bereits bei den Merostomen zu konstatieren ist.

Im vorhergehenden wurden verschiedene Erklärungen für das Einsinken der Beine gegeben, die einander aber nicht unbedingt auszuschließen brauchen. Bei so komplizierten Vorgängen an so komplizierten Körpern müssen verschiedene Kräfte mitgewirkt haben. Letzter Umstand macht es auch begreiflich, warum die abdominalen Beine, welchen zwar eine allgemeine Tendenz zur Reduktion eigen ist, doch im einzelnen verschiedenes Schicksal erlebt haben. Das Operculum und der Pecten von *Scorpio* sind z. B., obwohl auch nach vorne verschoben, auch reduziert und auch ihrer ursprünglichen lokomotorischen Funktion beraubt, doch dem Skorpionenkörper als äußerliche Anhänge erhalten geblieben, ebenso wie die Spinnhöcker der Araneiden.

Niemand wird zweifeln können, dass das 1. Abdominalbein zum Genitaloperculum wurde, denn das ist ontogenetisch nachweisbar, andererseits können wir den Anfang dieses Prozesses bereits bei *Limulus* sehr deutlich sehen. Es wird auch kaum die Annahme Anstoß erregen, dass die Spinnhöcker aus den Beinen hervorgegangen sind, weil es die Ontogenie zu deutlich zeigt. Und diese Umformungen sind kaum weniger kompliziert als das Einsinken der Lungenbeine; sie zeigen außerdem, dass den Abdominalbeinen der Cheliceraten (wie auch solchen der verschiedensten Arthropodengruppen) eine sehr große Fähigkeit zur Umformung eigen ist.

o) Bedeutung der Experimente von Hyde.

Es sei hier noch auf die Bedeutung der Experimente von Hyde 1894, 1905—1906, 1906 für die uns interessierende Frage hingewiesen.

34) Über diesen Vorgang siehe bei Brauer 1895, p. 362.

Die Kiemenbeine von *Limulus* führen nach diesen Untersuchungen lebhafte respiratorische Bewegungen, etwa 27 Atemschwingungen in 1 Minute bei 24° C. aus. Bekanntlich werden diese Bewegungen durch Protraktoren und Retraktoren zustande gebracht. Nach Hyde kann man in diesen Bewegungen eine inspiratorische und exspiratorische Phase unterscheiden. Während der ersten werden die Beine von der Bauchwand entfernt, die Kiemenblätter erweitern ihr Lumen und das Blut derselben erfährt einen ausgiebigen Gasaustausch. In der Exspirationsphase werden die einzelnen Kiemenbeine rasch gegeneinander und gegen die Bauchfläche geschlagen, und die hinteren Ränder derselben leicht nach vorne gedrückt, wobei die Kiemenblätter zuerst abgeplattet, dann leicht gegeneinander gedrückt werden; das Blut strömt daher aus ihnen heraus.

Außerhalb des Wassers kann *Limulus* ganze Tage am Leben bleiben, wobei die Atembewegungen ganz unregelmäßig sind, ja oft sehr lange in inspiratorischer Phase stehen bleiben. Dieser Umstand sowie andere Experimente von Hyde beweisen, dass der Atemrhythmus von *Limulus* reflektorisch bedingt ist und zwar ist es hauptsächlich der Kontakt der Kiemen mit dem Wasser, welcher den konstanten Reiz für die Tätigkeit des Atemzentrums abgibt. (Dagegen ist der Atemrhythmus von der Reizwirkung des Blutes in hohem Maße unabhängig; nach Entfernung des Herzens oder des Blutes wurden die Atembewegungen bis zu 40 Stunden fortgesetzt.) Diese Tatsachen lassen sich für unsere Anschauung verwerten. Die Resultate von Hyde beweisen vor allem, wie vielseitig die Wirkung der Atmosphäre auf die Kiemenbeine war, sobald die Merostomen ihr normales Lebenselement verlassen hatten: diese Wirkung war nicht nur eine direkte, sondern auch eine indirekte, durch die Änderung der Reizwirkungen auf das Nervensystem. Es wird uns daher leicht sein, an die umgestaltende Wirkung des Milieuwechsels zu glauben.

Speziell die Kiemenbeine könnten, abgesehen von der Wirkung anderer Momente, auch deshalb sich rückbilden, weil die Muskeln, welche die ausgiebigen Respirationsbewegungen bewerkstelligen, nicht mehr in normaler Weise von den Atemzentren affiziert wurden. Sie mussten daher mehr oder weniger außer Funktion gesetzt gewesen sein und konnten leicht der Degeneration anheimfallen und zugleich mit ihnen konnte auch das Bein mehr und mehr sich rückbilden, resp. als Rudiment sich einsenken. (Wir wissen ja, von welcher Bedeutung die Degeneration des Nerven für den von ihm innervierten Muskel ist, oder die Degeneration des Knochens für den entsprechenden Muskel und vice versa.

Außerdem werden durch diese Muskeln die Beine auch während des Wühlens im Schlamm gegeneinander gepresst, damit die Schlamm-

partikelchen nicht zwischen die Kiemenblätter geraten können. Beim Übergang zum Landleben wurde auch diese Funktion der Muskel hinfällig.

p) Die Umwandlung der Kiemen zu luftatmenden Organen bei Onisciden als parallele Erscheinung beweist uns die Leichtigkeit solcher Umwandlung bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen, ebenso wie die Lebensweise und die Struktur der Kiemen von *Limulus* und die Struktur der Arachnoideenlungen.

Es ist uns um so leichter, an die Umwandlung der Merostomenkiemen in die Lungen zu glauben, als wir eine ganz gleiche Erscheinung bei den Isopoden finden, wie bereits Milne-Edwards 1873 und Kingsley 1893 hervorgehoben haben.

In der Tat, die Analogie ist in beiden Fällen eine vollkommene und überraschende, wenn man näher zusieht. Bei den Land-Isopoden werden die Abdominalextremitäten, welche bei ihren wasserbewohnenden Vorfahren in ihrer Totalität als Kiemen funktionierten, dadurch zu „Lungen", dass bei ihnen in diese Extremitäten verzweigte tracheenartige Röhrchen einwachsen (s. z. B. Stoller 1899). Auch bei den Arachnoideen sind es abdominale Extremitäten, welche als Lungen funktionieren, aber die Rolle der verzweigten tracheenartigen Luftröhren spielen hier sehr flache und breite Luft„säckchen", welche, wie wir gesehen haben, durch die embryonale den *Limulus*-Kiemen entsprechende Faltenbildung entstehen. In einem Falle ist die äußere Fläche des Beines in Form von verzweigten Luftröhrchen eingestülpt, in dem anderen in der Form von flachen unverzweigten Säcken; in beiden Fällen ist es wohl unter der Wirkung der atmosphärischen Luft geschehen.

Man sieht daraus, dass der Vorgang, durch welchen sich bei den Isopoden die Kiemen in die Lungen umwandelten, viel komplizierter war: bei ihnen mussten sich dabei neue Organe bilden, die Luftröhrchen, die bei den ursprünglichen Isopoden nicht vorgebildet waren, bei den Arachnoideen dagegen konnten einfach die existierenden Kiemenfalten verwendet werden. Und nehmen wir an, dass die „Säckchen" der Arachnoideen nicht aus den präexistierenden Kiemenfalten entstanden sind, sondern auf mutativem Wege, von Anfang an als selbständige Einstülpungen der Extremitätenhinterwand aufgetreten sind, so wäre auch in diesem Falle das unvermittelte Erscheinen solcher Säckchen nicht mehr wunderlich als die Bildung der Luftröhrchen bei den Oniscicden. (Man muss aber bemerken, dass auch im Falle solcher Mutation die Luftsäckchen, resp. die Lungenblätter den Kiemenfalten gleichzusetzen wären, weil offenbar das Bildungsmaterial auf der Extremitätenhinterwand hier und dort derselben Herkunft sein muss; nur wäre

in diesem Falle die Evolution der Kiemenfalten in die Lungenblätter keine kontinuierliche, sondern sprunghafte). Da niemand bezweifelt, dass die Landasseln von Isopodenkiemenatmenden abstammen, so liegt auch kein Grund vor, die Ableitung der luftatmenden Arachnoideen aus den kiemenatmenden Merostomen nur deshalb zu bezweifeln, weil die ersteren Luftatmungsorgane haben.

Es kann überhaupt nichts leichteres geben, als sich die Umwandlung der *Limulus*-Kiemen in die Arachnoideenlungen vorzustellen. Auch der heute lebende *Limulus* kann außerhalb des Wassers mehrere Tage, vielleicht auch Wochen leben. Bei Gerstäcker in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, p. 1131, lesen wir: „Obwohl durch ihre Respirationsorgane auf das Wasserleben angewiesen, lassen die *Limulus* doch außerhalb ihres Wohnelementes eine große Lebenszähigkeit erkennen. Nach v. Siebold kann der japanische *Limulus longispina* lange Zeit an der Luft und sogar wochenlang mit einem Nagel festgeheftet leben. Nur die zu intensive Einwirkung der Sonnenstrahlen fürchten sie, wenn sie sich auf dem Strande in zu großer Entfernung vom Meereswasser befinden; sie suchen sich der Hitze sodann durch Eingraben in den Sand zu entziehen" (s. auch Hyde 1894).

Auch andere Kiemenatmende, namentlich viele dekapode Krebse geben Beispiele hierfür, wie Wassertiere ohne besondere Vorrichtungen mehrere Tage oder Wochen in feuchter Atmosphäre leben können. Der Grund, warum die meisten kiemenatmenden Tiere am Lande zugrunde gehen, liegt, wie es scheint, nicht darin, dass ihre Kiemen ohne weiteres unfähig wären, in der Luft zu atmen, auch nicht in dem Umstande, dass sie austrocknen; vielmehr ist die direkte Ursache für das Absterben die, dass die Oberfläche der zarten und weichen Kiemen in der Luft, namentlich durch ihr Zusammenkleben, zu gering wird, um das Sauerstoffbedürfnis des ganzen Körpers zu decken (s. Handb. d. vergl. Physiol., herausgeg. von Winterstein, 1. Bd. 2. Hälfte, p. 96, 158, 345).

Bei einigen Krebsen findet man auch Einrichtungen, um dieses Verkleben der Kiemenblätter zu verhüten (Haare, Epipoditlamellen zwischen den einzelnen Kiemenblättern).

Die *Limulus*-Kiemen sind offenbar auch ohne solche Einrichtungen ganz besonders zur Atmung in der Luft befähigt, wie es die Gewohnheiten von *Limulus* beweisen. Die Form der Kiemenblätter ist auch derart, dass sie kaum in der Luft merklichen Änderungen unterliegen kann, im Gegensatz zu den reich verästelten Kiemen vieler Crustaceen und anderer Tiere; folglich werden sie auch in der Luft keine so große Verminderung ihrer Oberfläche erfahren, dass sie funktionsunfähig würden, resp. den ganzen Sauerstoffbedarf nicht gut oder schlecht decken könnten. Diese Fähigkeit lange außerhalb des Wassers bleiben zu können, müssen wir

auch anderen Merostomen zuschreiben, weil ihre Kiemen offenbar denen von *Limulus* ganz ähnlich waren.

Nehmen wir aber jetzt an, dass bereits bei den merostomenähnlichen Vorfahren der Arachnoideen solche kutikulare Härchen an den Kiemenblättern aufgetreten waren, wie sie den Lungenblättern der jetzigen Arachnoideen zukommen, so hätten diese Vorfahren hierin eine Einrichtung besessen, welche die Verklebung der Kiemenblätter unmöglich machen musste, etwa wie es bei einigen heutigen Crustaceen vorkommt. Durch solche einfache Einrichtung konnten die Tiere befähigt gewesen sein, ganz besonders lange außerhalb des Wassers zu verbleiben, viel länger als der heutige *Limulus* es tun kann. Somit war ein ganz allmählicher Übergang zum Landleben ermöglicht. Da der Übergang ganz allmählich vor sich ging, war es Zeit genug, dass anstatt der hervortretenden Falten schließlich hereingewachsene entstanden sind, sei es auf dem Wege der Auslese von günstigen Variationen, wie es der Neo-Darwinismus will, sei es durch direkte Bewirkung der atmosphärischen Luft, wie es der Neo-Lamarckismus annimmt. (Diese kutikularen, unter sich anastomosierenden arkadenähnlichen Härchen an den Lungenblättern der Arachnoideen können nach Börner zur Verdichtung der Luft in den Lufträumen dienen. Nach der hier geäußerten Vermutung, dass sie bereits den wasserbewohnenden Merostomenvorfahren eigen waren, wäre ihre ursprüngliche Aufgabe somit eine andere.)

Bei den luftatmenden Onisciden (Stoller 1899) findet man, dass die Kutikula der respiratorischen Abdominalbeine, und zwar um die Mündung des Atmungsbäumchens herum und in dem Lufteingang selbst nicht glatt, sondern mit netzartig verbundenen Furchen versehen ist. Hier haben wir wieder eine auffallende Analogieerscheinung zu den „Säckchen“ der Arachnoideen mit ihren kutikularen Fortsätzen vor uns. Diese Tatsache scheint darauf hinzuweisen, dass die in Rede stehende Struktur der Kutikula in einem wie in dem anderen Falle als Konvergenzerscheinung durch die Wirkung der Atmosphäre hervorgerufen wurde.

Nun haben sich aber die luftatmenden Onisciden von ihren wasserbewohnenden Verwandten noch sehr wenig entfernt und haben also bereits am Beginn ihrer Anpassung an die Luftatmung die beschriebene Kutikulastruktur erworben.

Dadurch wird unsere Vermutung, dass die Vorfahren der Arachnoideen gleich zu Beginn ihrer Anpassung an das Landleben die kutikularen Härchen ihrer Kiemen resp. Lungenblätter, als Reaktion auf die Wirkung der Atmosphäre erworben haben, noch wahrscheinlicher.

Die Anpassung an die Luftatmung ist offenbar bei den Onisciden viel unvollkommener als bei den lungenatmenden Arachnoideen. Bei diesen letzteren liegen die luftatmenden Organe im Innern des Körpers in Blutsinusen und sehr nahe an allen wichtigen Organsystemen, dagegen bei den ersteren liegen sie nur im Innern der Beine. Das kann auch der Grund sein, warum nur wenige luftatmende Isopoden existieren und warum sie daneben ihre Kiemen behalten mussten.

Die Umwandlung der Merostomenkiemen zu Lungen mag auch noch der Umstand begünstigt haben, dass die Kiemenfalten an sehr breiten Extremitäten sich befanden, in deren Basis sie schließlich hereinwachsen konnten. Auch der Umstand, dass diese Extremitäten ihre lokomotorische Funktion ohne Schaden für die Tiere aufgeben konnten, muss als ein Moment aufgefasst werden, welches die Umwandlung der Kiemenbeine zu Lungen erleichterte.

Wir haben gesehen, dass *Limulus* mehrere Tage außerhalb des Wassers leben kann. Nach Wilhelmi 1909 wird er am besten im lebenden Zustande, trocken, in einem Holzgestell, von Amerika nach Deutschland versandt, wobei er während der 14tägigen Reise nur gelegentlich mit Wasser begossen wird.

Nach Lockwood 1870 kann *Limulus* sich auch außerhalb des Wassers häuten, trotzdem er bereits zuvor mehrere Tage lang in freier Luft gelegen hatte, und zwar bringt er den Häutungsprozess unter so ungewöhnlichen Verhältnissen nach 3—4 Tagen glücklich zu Ende.

Eine außergewöhnliche Zähigkeit zeigen aber auch die sich entwickelnden Eier, welche in ungünstigen Verhältnissen zwar ganz außergewöhnlich langsam sich entwickeln, aber doch Embryonen liefern können. (Nach Lockwood fingen die Eier im Frühjahr an sich zu entwickeln, dann waren sie in einem Gefäß sich selber überlassen; durch ungünstige Verhältnisse und wegen der niedrigen Temperatur war ein Stillstand für 7 - 8 Monate eingetreten, was aber nicht hinderte, dass die Eier im nächsten Frühling ihre Entwickelung bis zu Ende durchmachten.)

Diese Eigenschaften des *Limulus* waren wohl neben seiner Fruchtbarkeit die Ursache, warum er so viele geologische Perioden überlebt hat und dies, trotzdem diese Reliktenform nach Wilhelmi sonst für den Kampf ums Dasein schlecht ausgerüstet ist.

Andererseits musste aber diese Lebenszähigkeit, wenn sie auch anderen Merostomen eigen war, denselben den Übergang zum Landleben wesentlich erleichtert haben.

Limulus zeigt auch eine Anpassungsfähigkeit in der Hinsicht, dass er weit in die Flüsse hinauf gehen kann (90 Meilen von der Flussmündung, nach Annandale 1909). Diese Eigenschaft muss

auch anderen Merostomen eigen gewesen sein; namentlich die kambrischen Merostomen lebten, wie es den Forschungen von Walcott 1910, 1911, 1912 zu entnehmen ist, im süßen oder brackischen Wasser.

Schließlich musste, möchte ich meinen, auch die Ernährungsweise der Merostomen, wenn sie eine solche war, wie beim rezenten *Limulus* (was ja recht wahrscheinlich ist), ihre Verwandlung zu Landtieren begünstigt haben. *Limulus* sucht seine Nahrung, indem er im Schlamme wühlt, und verzehrt dabei wohl alles, was ihm in den Weg kommt. (In der Gefangenschaft kann man ihn nach Wilhelmi mit Sardinen, Schnecken, Regenwürmern, ja auch mit Pferdefleisch füttern.) Wenn aber die Arachnoideenvorfahren mit solcher Ernährungsweise in immer seichteres Wasser kamen, welches auch zeitweise verdunstete, so konnten sie sich offenbar lange Zeit auf dieselbe Art und Weise ernähren, indem sie in dem sumpfigen Schlamm (so lange dieser Schlamm wenigstens von dünner Wasserschicht bedeckt oder auch unbedeckt, aber doch wassergetränkt war) weiter wühlten. Sie konnten dabei, wenn die Wasserbecken immer wasserärmer wurden, ganz allmählich an die andere Ernährungsweise sich anpassen. Ein Schlammwühler des Meeres kann wohl mit Leichtigkeit zum Sumpftier und weiter dann zum Landtier werden. Dagegen hätte wohl ein Wassertier mit Raubinstinkten, jedenfalls ein solches, welches seine Nahrung nicht im schlammigen und sumpfigen Boden der Gewässer sucht, sondern von schwimmenden Wassertieren sich ernährt, mehr Schwierigkeit bei Umwandlung zu einem Landtier, weil es seine Instinkte viel radikaler ändern müsste. Es ist vielleicht auch nicht Zufall, dass die Dipnoen, deren Verwandte ja ebenfalls eine Umwandlung zu Landtieren durchmachten, auch eine ähnliche Lebensweise wie *Limulus* führen.

Die Lebenszähigkeit hat offenbar *Limulus* vom Aussterben gerettet, doch sie genügte nicht, um auch anderen Eurypteriden ein unverändertes Fortexistieren zu erlauben. Diese sind auch ausgestorben, soweit sie sich nicht in Landtiere umwandelten. Und wenn einige Merostomen zu Landtieren wurden, so war die Folge davon, dass sie in eine größere Artmannigfaltigkeit sich zersplitterten und höhere Instinkte erwarben und zwar aus dem Grunde, weil der Nahrungserwerb und das Leben auf dem Lande überhaupt sich viel schwieriger gestalten und bessere Anpassungen erfordern.

Limulus legt seine Eier ans Ufer, in den Sand, nahe der Flutlinie, so dass sie der Luftwirkung (in Sandhöhlen gelegen und vom Sande bedeckt) und Sonnenstrahlen zeitweise ausgesetzt sind und die Sonnenwärme ist offenbar von großer Bedeutung für ihre Entwickelung (Lockwood 1870, Kishinouye 1892). Es mögen auch andere Merostomen diese Gewohnheiten gehabt haben. Und wie

leicht konnten solche Eier von irgendwelchem Merostomentier ganz außerhalb der Flutlinie kommen und bei der großen Lebenszähigkeit der Tiere wäre auch kein Wunder, dass solche zufällig aufs Land geratene Eier ihre Entwickelung von Anfang bis zu Ende außerhalb des Wassers glücklich zu Ende durchmachten. Da die Embryonen nun unter ganz anderen Verhältnissen sich auszugestalten hatten, so könnte aus ihnen auf mutativem Wege von vornherein eine ganz andere Generation herausgekommen sein. Der Körper des Embryo, welcher sich an der Luft entwickelt, muss, wenn er einmal diese Entwickelung durchmachen kann, ganz anders gebaut sein als bei der Entwickelung im Wasser, denn die Luft stellt dem sich entwickelnden Körper ganz andere Forderungen in bezug auf die Statik und Mechanik des Körpers. Diese Entwickelung konnte vielleicht um so leichter geschehen als die Tiere ohne Metamorphose sich entwickeln und kein wasserbedürftiges freilebendes Larvenstadium besitzen (nach *Limulus* zu urteilen).

Und dieses könnte vielleicht um so eher geschehen, da die erwachsenen Tiere wahrscheinlich in vielen Generationen, wenn auch zunächst nur zeitweise, außerhalb des Wassers verblieben. Dabei suchten sie sich an den Aufenthalt in der Luft so gut es ging anzupassen, ohne ihre Gestalt zunächst zu verändern. Das Protoplasma ihres Körpers stand aber unter dem Druck der neuen, aus dem Leben an der Luft sich ergebenden, statisch-mechanischen Bedingungen; diese „Eindrücke", in einer Reihe von Generationen im erwachsenen Zustande empfunden, konnten sich schließlich so ansammeln und so das Protoplasma sämtlicher Zellen (und daneben auch dasjenige der Germinalzellen[34a]) nach und nach umgeändert haben, dass schließlich die Eier, welche zufällig in besondere Verhältnisse geraten waren, einen ganz anderen Entwickelungsverlauf einschlugen; sie entwickelten sich dabei so wie es den mechanischen Bedingungen des Aufenthaltes in der Luft am besten entsprach.

r) Atmung und Lebensweise der Skorpione.

Es mag aber sein, dass auch Skorpione noch nicht so vollkommen an die Luftatmung angepasst sind, wie man es glauben könnte und vielleicht nicht so vollkommen wie andere Arachnoideen, namentlich wie diejenigen, welche mit Tracheen versehen sind. Wenigstens das, was ich von der Lebensweise der Skorpione in Triest beobachten konnte, legt mir diese Vermutung nahe. Die Skorpione sind hier an trockenen Tagen ziemlich schwer zu finden, dagegen sehr leicht an regnerischen. Während der Trockenheit verkriechen sie sich zwischen den Steinen, wo die Feuchtigkeit niemals verschwindet und werden dort getroffen, wo man auch Nacktschnecken finden kann. Nur an regnerischen Tagen kriechen sie aus der Tiefe der Steinhaufen heraus, beinahe in derselben Weise wie Regenwürmer und Landmollusken. Wenn unter einem Steine die Erde ganz trocken ist, findet man unter demselben niemals Skorpione, dagegen habe ich unter solchen, selbst unter den von der Sonne durchglühten Steinen recht oft Spinnen finden können.

34a) Die Teilung in Soma- und Germinalzellen ist gewiss recht künstlich.

Der beste Fundort von Skorpionen bei Triest war ein recht schattiger Eichenwald in Boschetto, wo *Euscorpius carpathicus* beständig, während der größten Trockenheit, in großer Zahl gefunden werden konnte. Doch auch allzu große Feuchtigkeit meiden sie; unter den Steinen, wo die Erde besonders feucht ist, da sind eher Landasseln, aber nicht Skorpione, zu finden. Ich kann das oben Gesagte nur als Vermutung aussprechen, weil ich genauere vergleichende Beobachtungen nicht angestellt habe, auch ist mir die Lebensweise anderer Skorpione unbekannt. Wenn diese Vermutung sich als richtig erweisen sollte, so könnte sie als wertvolle Stütze für die *Limulus*-Theorie angesehen werden. Das Auftreten der Tracheen bei den Arachnoideen würde sich dann als durchaus notwendige und bessere Einrichtung für die Luftatmung betrachten lassen.

3. Bestätigung der embryologischen Angaben von Purcell durch Kautzsch und Ivanić und widersprechende Angaben von Janeck und Montgomery.

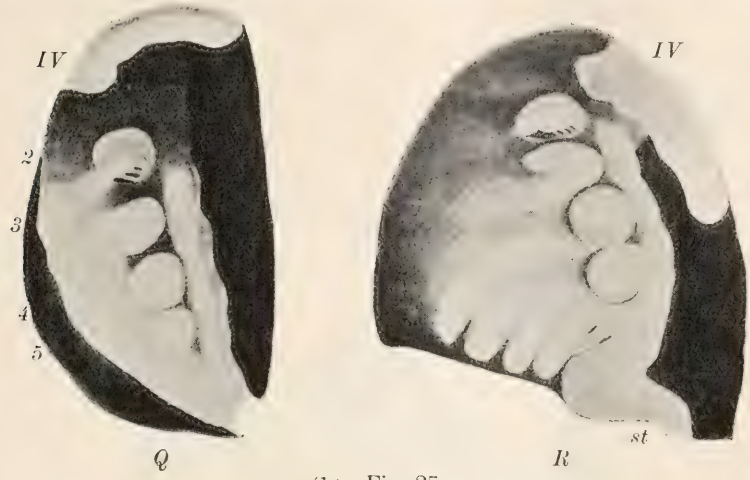
Kautzsch 1910 bestätigt in vollem Maße die Angaben von Purcell und weist solche von Janeck und Montgomery zurück.

Es wird gut sein, seine Beschreibung und einige seiner Abbildungen hier wiederzugeben. Die auf der Fig. 27 vorgeführten Abbildungen stellen Oberflächenbilder des Abdomens und zwar nur einer Hälfte des Keimstreifens dar. „Zwischen dem vordersten Anhang (2. Segment) und der 4. Thorakalextremität liegt die Lücke, die das 1. Abdominalsegment bezeichnet. Da der Embryo schräg von hinten gezeichnet ist, sieht man auf die Hinterseite des Anhangs vom 2. Segment. Auf dieser Rückwand sind 3—4 feine dunkle Parallellinien zu sehen, die schräg nach der Innenseite der Keimstreifhälfte verlaufen. Wenn wir berücksichtigen, dass die beiden Hälften des Abdomens schon etwas nach außen divergieren, können wir die Richtung der Falten in bezug auf den ganzen Embryo ungefähr als lateral-medial oder horizontal bezeichnen. In der Figur sind die dunklen Linien etwas schärfer gezeichnet als sie in der Wirklichkeit erscheinen. Ihnen entsprechen ebensoviel Einfaltungen in die Rückwand des Höckers. Die zwischen den Linien liegenden hellen Streifen will ich als (Ektoderm-)Falten bezeichnen, ein Ausdruck, den die Betrachtung der Schnitte rechtfertigen wird[35]). Lateral von der äußersten, oder am meisten proximal und dorsal liegenden Falte liegt ein Spalt, der sich besonders scharf vom hinteren Außenrand des Anhangs abgrenzt und die Öffnung einer lateral gerichteten Einstülpung bildet.

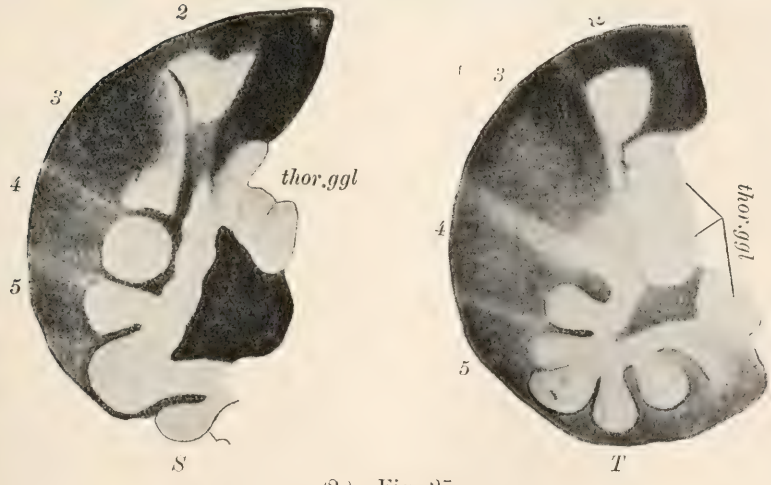
Wir haben hier die erste Anlage der Lungenblätter und des Stigmas vor uns. Die drei folgenden Höcker bilden nichts Auf-

35) Der Leser kann sich davon überzeugen durch Betrachtung der Fig. 13 dieser Schrift, welche aus Purcell 1909 entnommen ist.

fallendes. Das nächste Bild zeigt ein weiteres Stadium der Umrollung. Um dasselbe Bild in der Aufsicht zu geben, musste der Embryo auf die Seite gelegt werden. Die Segmente haben dorsal an Ausdehnung zugenommen; die Extremitätenhöcker erscheinen breiter als vorher, zugleich aber etwas abgeflacht, nament-



(1.) Fig. 27.



(2.) Fig. 27.

lich die zwei vorderen. Auf der Rückseite des vordersten Anhangs haben die Falten an Zahl zugenommen, und zwar nach der Außenseite hin. Die letzten äußeren Falten liegen mehr in der Tiefe des Spalts als die vorhergehenden. Der Spalt selbst ist wie zuvor lateral scharf begrenzt. Dagegen erscheint der folgende Höcker stark abgeflacht und zugleich in zwei Teile ausgezogen . . .

Im weiteren Verlauf der Umrollung erfolgt die bekannte ventrale Einknickung des Embryo. Die beiden Keimstreifhälften, oder richtiger die 4 Abdominalhöcker jeder Seite, beginnen sich wieder zu nähern, zunächst mit Ausnahme des vordersten. Um diese Bildungen besser deutlich zu machen, wurden in den Fig. *S*, *T*, *U*[36]) der Cephalothorax mit den Extremitäten, die den vorderen Teil des Abdomens in situ bedecken, entfernt.

Wir sehen in der Fig. *S* die Ganglienmasse des Cephalothorax angeschnitten. Der Anhang des 2. Abdominalsegments hat sich weiter abgeflacht und zeigt die gleiche, nach außen zweilappige Form wie der folgende. Die Falten sind völlig im Innern verschwunden, nur die dunkle, etwas gebogene hintere Grenzlinie deutet bei beiden Höckern das Vorhandensein eines Spaltes an.

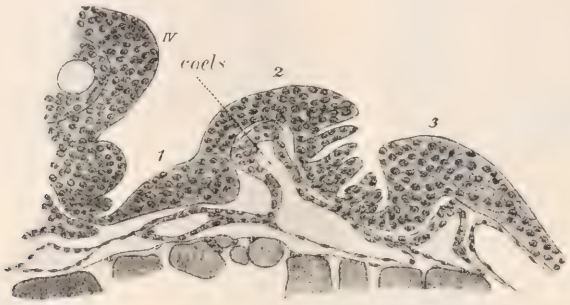


Fig. 28a.

Die drei letzten Anhänge nähern sich nun weiter, während der vorderste noch beiderseits im Winkel zwischen den gegeneinander gekrümmten Hälften des Embryo liegt (Fig. *T*). Die Grenzen der Segmente 2—5 sind noch deutlich zu sehen."

Im weiteren gibt Kautzsch eine Darstellung der Faltenbildung auf Grund der vollständigen Schnittserien, wobei die Beschreibung sowohl als auch die Bilder vollkommen denen von Purcell ähnlich sind. (Fig. 28a.)

Janeck 1909 und Montgomery 1909 haben ebenfalls die Falten auf der Rückwand der ersten abdominalen Extremität während der Entwicklung beobachtet und abgebildet. Dass diese Tatsache auch von ihnen konstatiert ist, ist gewiss beachtenswert. Auch ihre Abbildungen zeigen, dass die betreffenden Falten den embryonalen Kiemenfalten von *Limulus* sehr ähnlich sind. Warum wollen aber diese Forscher trotzdem die Möglichkeit, die Lungen aus den Kiemen abzuleiten, in Abrede stellen? Sie behaupten, dass diese Falten vorübergehende Bildungen seien, die angelegt werden, um später zu verschwinden; die Lungenblätter entwickeln sich dagegen un-

36) Die letztere Figur ist in diese Schrift nicht übernommen.

abhängig von ihnen aus einer kompakten Zellenmasse am Grunde des Lungensackes. (Doch merkwürdigerweise sind die Kerne in dieser kompakten Zellenmasse auch vom ersten Augenblick, wo sie sichtbar wird, reihenweise angeordnet.) Diese Behauptungen von Janeck und Montgomery kommen gewiss daher, weil sie keine ununterbrochene Serie von Entwicklungsstadien und Schnitten gehabt haben.

Janeck's Abbildungen (besonders Plattenmodell der Textfiguren 16 u. 20) zeigen, wie außerordentlich typisch diese Falten der 1. abdominalen Extremität erscheinen. Allerdings behauptet er, dass ähnliche, wenn auch weniger regelmäßige Falten auch auf den thorakalen Beinen vorkommen. Doch hängen sie dort nach Kautzsch mit der künftigen Beingliederung zusammen. Außerdem zeigen uns dieselben Abbildungen von Janeck, dass die Falten der thorakalen Beine, abgesehen von ihrer Unregelmäßigkeit, in der Wirklichkeit sehr wenig Ähnlichkeit mit den von ihm abgebildeten Falten des 1. abdominalen Anhangs aufweisen. (Auch in der späteren Arbeit 1910, in welcher er die Falten der Thoraxbeine ganz besonders eingehend studiert hat, sagt er [p. 648], dass an diesen Beinen eigentlich nicht Falten, sondern unregelmäßige Hohlräume in ihrem Innern zu beobachten seien.) Es ist weiter auffallend, dass andere abdominale Beine, in den Segmenten also, wo keine Lungen sich entwickeln, auch nach Janeck's Abbildungen gar keine Faltenbildung zeigen.

Trotzdem dass diese Falten des 1. abdominalen Anhangs auch nach Janeck so reich ausgebildet sind, verschwinden sie nach ihm während der weiteren Entwicklung spurlos. Nach einigen Zwischenstufen kommen Stadien vor, wo auf den Beinen gar keine Faltenbildung zu beobachten ist, wo aber die Lungenblätter aus einer kompakten Zellenmasse unbekannten Ursprungs sich ausbilden. Janeck sagt aber selbst, dass diese Zwischenstadien ihm nicht recht klar geworden sind; was für Veränderungen während derselben vorkommen, kann er nicht sagen und gerade deshalb betrachtet er seine Arbeit als nicht ganz abgeschlossen. Er sagt einfach: „Schieben sich Zwischenstadien ein, auf welchen diese Falten sich in merkwürdiger Weise verändert haben. Später findet man eine kompakte Anlage der Lungenblätter, so dass also die Falten der Lunge als Neubildung entstehen." Merkwürdigerweise sagt aber Janeck selbst in seinen Schlussbetrachtungen, als er die Lungen auf die Tracheen zurückführen will: „Die kompakte Anlage der Lungen kann also theoretisch als Faltenbildung aufgefasst werden."

Dagegen geben Purcell und Kautzsch eine ununterbrochene Serie von Abbildungen, wo diese rätselhaften „Zwischenstadien" gar keinen Platz haben. Nach alledem erscheint die Erklärung der Entstehung dieser abweichenden Resultate, welche Kautzsch gibt, recht plausibel. Kautzsch sagt: „Diese sonderbaren Resultate er-

klären sich einfach dadurch, dass die ‚Zwischenstadien' Janeck's (Fig. 24—36) an frontalen und sagittal-frontalen Schnitten beobachtet wurden. Das ist aber die einzige Schnittrichtung, welche die unklaren Bilder gibt oder die Falten überhaupt nicht zeigt . . . Einige Quer- oder Sagittalschnitte durch diese Zwischenstadien hätten Janeck von der Persistenz der primären Falten überzeugt."

Nach Kautzsch hat Janeck auch andere Fehler begangen. So wird die Entapophyse des Lungensegmentes von ihm als Anlage der weiblichen äußeren Geschlechtsorgane gedeutet, obschon sie in der Wirklichkeit damit nichts zu tun hat (auch nach Purcell nicht). Die Anlage der Tracheen wird von ihm ebenfalls anders beschrieben als von Purcell und Kautzsch (Kautzsch 1910, p. 585). Schließlich muss man bemerken, dass auch in bezug auf die Ableitung der Spinnenwarzen Janeck vollkommen isoliert dasteht, indem er im Gegensatz zu Salensky 1871, Locy 1886, Morin 1887, 1888, Kishinouye 1891, Wallstabe 1908, Montgomery 1909, Purcell 1909, Kautzsch 1910, Schimkewitsch 1911 die Umwandlung der abdominalen Extremitäten zu den Spinnwarzen nicht zugeben will.

Auch aus der zweiten Arbeit von Janeck (1910) sieht man, dass diese Zwischenstadien ihm selbst vollkommen unklar bleiben. Und schließlich, die ganze Entwickelung der Spinnen scheint ihm nicht kontinuierlich vor sich zu gehen, sondern aus Stadien bestehend, welche an die Metamorphose der Insekten erinnern. „Wichtig ist für uns, dass während der Umrollung, bei der in ungeheuer kurzen Zeit der ganze Embryo eine so weitgehende Umgestaltung erfährt, er sowohl die Reste der Abdominalbeine, die Falten unter dem Rudiment der zweiten Abdominalextremität und die Höhlungen in den Thorakalbeinen verliert." Auf Grund dieses wirft er die Frage auf: „Wäre es da nicht möglich, dass . . . wir in den embryologischen Stadien vor der Umrollung ein reduziertes Larvenstadium zu erblicken haben, das auf dem Wege der Umrollung erst sich umgestaltet zu einer Form, aus der dann ohne Unterbrechung die vollentwickelte Spinne hervorgeht." Ein Unterschied von der Metamorphose der Insekten wäre der, dass hier die Entwicklungsstadien, welche man mit den einzelnen Phasen der Insektenmetamorphose vergleichen könnte, nicht nach dem Verlassen der Eihüllen sich abspielen, sondern „in das Embryonalleben der Spinnen zurückgedrängt" seien. Es ist auch dies eine Ansicht, die ganz isoliert ist und wohl isoliert bleiben dürfte.

Auch die Arbeit von Montgomery 1909 kann, wenn man sie mit den Arbeiten von Purcell und Kautzsch vergleicht, nicht die Angaben dieser beiden Autoren widerlegen. Seine Abbildungen sind nicht genau und klar ausgeführt, er hat keine Wachsmodelle angefertigt, und ohne dieselben kann man sich nach den übereinstimmenden Behauptungen von Purcell, Kautzsch und Janeck keine richtigen Vorstellungen von der Entwickelung der fraglichen Organe machen. Wir finden außerdem bei ihm keine genauen Angaben über die Flächenrichtung der Schnitte. Nun aber verändern die embryonalen Extremitäten während ihrer Entwickelung fortwährend ihre Lage, und die richtige Erkenntnis hängt davon ab, dass man die Schnittrichtung exakt bestimmt. Ohne diese Vorsicht ist es leicht, seitliche, schiefe und nicht typische Schnitte zu bekommen, welche die Fehler bedingen, in welche Janeck und Montgomery verfallen sind.

Man muss auch sagen, dass Montgomery der Frage über die Homologien der Spinnwarzen und des sogen. Colullus und Cribellum

mehr Aufmerksamkeit geschenkt hat und die Entwickelung der Lungen von ihm weniger eingehend studiert worden ist. Außerdem ist er vielleicht durch die Arbeit von Janeck, welche ihm bekannt war, einigermaßen beeinflusst gewesen.

Wenn schon das genaue Studium dieser vier Arbeiten zur Genüge bewies, dass die Angaben von Purcell und Kautzsch, welche die *Limulus*-Theorie stützen, viel mehr Vertrauen verdienen, als die dieser Theorie ungünstigen Angaben von Janeck und Montgomery, so ist jetzt gar nicht mehr daran zu zweifeln. Denn inzwischen ist eine fünfte Arbeit erschienen, nämlich eine vorläufige Mitteilung von Ivanič 1912, welche die diesbezüglichen Angaben von Purcell und Kautzsch in vollem Maße bestätigt. Er schreibt (p. 288): „Es ist Janeck gegenüber besonders zu betonen, dass die bis hierher beschriebenen Falten (d. h. an der 1. Abdominalextremität) niemals verschwinden, sondern sich dauernd erhalten, wie zeitlich genau serierte Stadien beweisen. Fig. 7 u. 8 stellen Längsschnitte eines und desselben Embryo dar auf einem Stadium, wo Janeck keine Falten mehr fand, und das auch von andern Autoren nicht beschrieben wird ... Die Figuren zeigen, dass trotz der starken Gewebsvermehrung und engeren Lagerung die Falten bezw. die zukünftigen Lungenlamellen noch deutlich zu unterscheiden sind ... Die Zahl der Lamellen vergrößert sich fortwährend, so daß sie stets sehr eng gegeneinander gepresst erscheinen (Fig. 9). Es ist darum möglich, bei nicht ganz gelungener Fixierung oder bei spärlichem Material anstatt klarer Falten, die uns vorliegen, nur eine kompakte Masse von Kernen, im günstigsten Fall regelmäßig geordnet[37]) zu finden."

Auch nach Ivanič's Beschreibungen und Abbildungen sind die ersten Falten von außen sichtbar, liegen also außerhalb des Lungensackes. Außerdem sagt er: „Die Regelmäßigkeit der Faltung erscheint bedeutsam gegenüber dem von manchen Seiten gemachten Versuch (z. B. von Janeck), in den Falten nur zufällige Bildungen zu sehen, die höchstens provisorisch und durch starkes Wachstum bedingt wären und keinen morphologischen Wert hätten."

4. Entwickelung der Lunge bei den primitiven Arachnoideen.

Doch diese Angaben beziehen sich auf die Araneae. Und wie ist es bei den anderen Arachnoideen? Entwickeln sich auch bei ihnen die Lungen als Falten der Hinterfläche der abdominalen Extremität, so wie die Kiemen von *Limulus*? Diese Fragen müssen nach dem, was in der Literatur darüber zu finden ist, bejaht werden (Arbeiten von Laurie 1894 und Schimkewitsch 1906 über Pedipalpen und die Arbeit von Brauer 1895 über *Scorpio*.

37) Gesperrt im Original.

Nach Schimkewitsch 1906 wird „das zweite und dritte Segment (des Abdomens) jederseits durch eine Querfurche in zwei Abschnitte geteilt: in einen vorderen — das eigentliche Segment, und in einen hinteren — welcher dem Extremitätenpaar gleichgestellt werden kann. Hinter der Extremität befindet sich eine Vertiefung, welche dieselbe von der Ventralwandung des Abdomens scheidet. Diese Vertiefung stellt einen in dorsoventraler Richtung komprimierten Sack dar (Fig. 45), welcher denn auch die erste Anlage der Lunge repräsentiert. Zugunsten der von mir angeführten Deutung des erwähnten Hügelchens als einer Extremität spricht auch noch ein anderer Umstand: auf der inneren Seite dieses Hügelchens befindet sich die Anlage einer Apodeme, welche genau dieselbe Lage besitzt, wie die entsprechenden Apodemen der cephalothorakalen Gliedmassen" (Fig. 45).

„Die oben beschriebene Vertiefung stellt nicht die Anlage der ganzen Lunge, sondern nur desjenigen Teiles derselben dar, welcher als Wucherungspunkt bezeichnet werden kann, indem sie bei dem jungen *Telyphonus* als diejenige Stelle dient, wo neue Lungenblätter gebildet werden. Die untere Wandung dieser Vertiefung erscheint mehrschichtig, in Wirklichkeit ist sie jedoch nicht mehrschichtig, aber sie bildet anfangs noch nicht besonders zahlreiche Falten. Diese Falten sind es nun auch, welche die erste Anlage der Lungenblätter bilden. Die Zahl dieser Falten vergrößert sich und mit zunehmendem Wachstum rücken sie auf die hintere Oberfläche der Extremität (Fig. 46), wobei sie sich parallel zu den Wandungen der ursprünglichen Vertiefung legen . . ."

„Ursprünglich ist die Lungenhöhle, ausgenommen deren Gipfel, welcher häufig über dem Wucherungspunkte zu liegen kommt, noch nicht ausgesprochen und die zwischen den Lungenblättern liegenden interlamellären Zwischenräume öffnen sich bei der ausgeschlüpften Larve direkt nach außen, oder genauer gesprochen unter der Chitinauskleidung (Fig. 44). Bei der älteren Larve jedoch bildet sich eine Lungenhöhle, sowie spaltartige, in dieselbe führende Stigmen. Dies erfolgt aus dem Grunde, weil die Gelenkmembran zwischen dem zweiten und dritten und zwischen dem dritten und vierten Segmente des Abdomens sich einsenken, wodurch Falten entstehen, deren vorderste nicht nur die Lunge, sondern auch die Genitalöffnungen überdeckt . . . Aus dieser Beschreibung ergibt sich, dass man in völliger Übereinstimmung mit der Auffassung von Simmons (1894) die Lungen der Arachnoiden als eine Reihe von Blättern auffassen kann, welche auf der hinteren Oberfläche einer abdominalen Extremität entstanden sind und von einer Integumentfalte überdeckt werden. Bei ihrer Entwickelung findet keinerlei Inversionsprozess statt."

Aus diesem Zitate, besonders aus den von mir unterstrichenen Stellen, geht es klar hervor, dass die Lungen bei den Pedipalpen ebenso sich entwickeln, wie bei den Spinnen nach Purcell, Kautzsch und Ivanić. Allerdings sagt Schimkewitzsch, dass die Falten im Lungensack immer zahlreicher werden und mit zunehmendem Wachstum auf die hintere Oberfläche der Extremität rücken, also gerade umgekehrt, wie es nach Purcell bei den Araneen der Fall ist, wo die ersten Falten auf der Extremität entstehen und erst nachträglich in den Lungensack zu liegen kommen. Es mag sein, dass Schimkewitsch die allerersten Falten, die doch nur bei ganz bestimmter Orientierung der Schnitte zu bemerken sind und sonst leicht übersehen werden können, gar nicht zu Gesicht bekam. Bezeichnend ist immer der Satz, in dem es heißt, dass die interlamellären Zwischenräume (innere Lungenräume, „Saccules" Purcell's) anfangs direkt nach außen sich öffnen, weil die Lungenhöhle noch nicht ihre definitive Ausbildung erlangt hat.

Und diese zitierte Stelle und ebenso seine Fig. 46, Taf. III lassen kaum einen Zweifel, dass die Entwickelung auch der Pedipalpienlungen so wie die der *Limulus*-Kiemen verläuft. Dasselbe ist übrigens auch aus der älteren kurzen Beschreibung von Laurie 1894 und seiner Fig. 5, Taf. 22 zu ersehen.

Und wie ist es bei dem primitivsten Vertreter der Arachnoideen, beim Skorpion?

Brauer 1895, p. 415 sagt: „so kann meiner Ansicht nach kaum ein Zweifel darüber aufkommen, dass die Lungen hinter oder gar ganz getrennt von den Extremitätenanlagen entstehen, sondern dass die hintere Hälfte derselben es ist, welche eingestülpt wird und an welcher sich die Falten bilden. Das Material der Extremitätenanlagen geht offenbar in die Anlagen der Lungen über." Er schließt sich deshalb vollkommen der Ansicht von Kingsley an. Allerdings, auch nach Brauer ist die Reihenfolge, in welcher die Bildung der einzelnen Lamellen vor sich geht, gerade umgekehrt, als bei den Spinnen nach Simmons, Purcell, Kautzsch und Ivanič. Er sagt: „So weit ich habe feststellen können, entsteht die erste Falte an der am weitesten nach innen gelegenen Partie (der Einstülpung), dann folgen nach außen allmählich neue" (p. 414). Doch hat offenbar auch Brauer die allerersten Falten nicht gesehen und auch hier ist die Reihenfolge der Lamellenbildung aller Wahrscheinlichkeit nach so, wie es Pereyaslawzewa (1907) im Gegensatz zu Brauer beim selben Objekt beobachtet hatte, d. h. gerade umgekehrt und deshalb in voller Übereinstimmung mit dem, was bei den Spinnen und bei *Limulus* beobachtet wurde.

Auf der Textfig. 15 d (p. 413) von Brauer zeigt die embryonale Extremität von *Scorpio* mit ihren Lungenfalten im Vergleich zu den mit Kiemenfalten versehenen Extremität von *Limulus* solche Ähnlichkeit, wie man sie nicht größer erwarten kann. (Schluss folgt.)

Ludwig Will. Der Einfluss des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus.

Sitzungsber. u. Abh. d. Naturforsch. Ges. zu Rostock Bd. V. S. 33—55.

In dem Hydroidpolypen *Clava squammata* findet Will ein Objekt, das besonders stark auf Hungereinwirkung reagiert. Während die Stämme von den Spitzen der Hydrantententakeln anfangend bis an die Basis reduziert werden, ist die Entstehung und Ausbildung neuer Hydranten durchaus unabhängig vom Hungerzustand und seinen Begleiterscheinungen. Aus einem Vergleich abgeschnittener Hydranten von *Clava squammata* mit denen von *Syncoryne sarsii* sieht Will, dass jede Regenerationsstelle einen Absorptionspunkt darstellt. An Hydranten von *Clava*, welche unterhalb der Tentakelzone Gonophoren tragen, bewirkt der Hunger Reduktion der Tentakel und des Hypostoms, so dass der Typus eines Blastostyls entsteht. Hier schließt Will ohne zwingende Beweisgründe, dass die Gonophorenzone der *Clava* ein Absorptionsgebiet darstelle. Dieselben Reduktionen wie durch Hunger kommen an den gonophorentragenden Hydranten auch in freier Natur vor und zwar steigert sich die Häufigkeit der Erscheinung mit der Zunahme der Gonophorenbildung. Da der Hunger zur Blastostylbildung im Aquarium führt, müssen die Blastostyle in der freien Natur durch Einflüsse entstehen, die in gleichem Sinne wirken wie Nahrungsentziehung. Dies sind 1. der Knospungsvorgang als solcher und 2. die Wirkung der wachsenden Keimzellen. Weil nun Nahrungsentziehung, Knospung und die Anwesenheit wachsender Keimzellen ihre reduzierende und gestaltverändernde Wirkung durch Erzeugung eines physiologischen Hungerzustandes ausüben, so stellt

Will die Arbeitshypothese auf, dass „alle Faktoren, welche die Fähigkeit besitzen unter gewissen Umständen einen solchen Gewebshunger zu erzeugen, auch reduzierend wirken müssen und als Ursachen für den Polymorphismus der Hydrozoen in Frage kommen". Als Beispiel führt Will die Randpolypen der *Podocoryne* und *Hydractinia* mit den vielen Nesselzellen an.

Eine Anwendung seiner Erfahrungen macht Will auf die phylogenetische Entstehung der Gonophoren. Da bei sessilen Gonophoren die Keimzellen vom ersten Knospungsstudium an vorhanden sind und schnell an Größe zunehmen, sie dagegen bei freien Medusen zur Zeit der Ablösung noch nicht oder in winzigem Zustande vorhanden sind, so sieht Will gegen Goette „die Gonophoren nicht als werdende, sondern nur als rückgebildete Medusen" an, „deren Rückbildung dem frühzeitigen Beginn der Wachstumsperiode der Keimzellen zuzuschreiben ist". Nur *Hydra*, *Cordylophora* und *Rhizogeton* sind hiervon ausgenommen. Im Anschluss an seine eben dargelegten Anschauungen betrachtet Will den Hydranten lediglich als Larvenform der freien Meduse und sieht den Dimorphismus zwischen beiden Formen als einen solchen zwischen Larve und Adult an. Der Polymorphismus entsteht durch direkte Einwirkung aller der Faktoren, die einen physiologischen Hungerzustand erzeugen, neben gelegentlichen Einwirkungen physikalischer und chemischer Natur. Der Arbeitsteilung schreibt Will nur einen mittelbaren, ausgestaltenden Einfluss zu.

H. C. Müller (Königsberg i. Pr.).

Das Schnellen der Springkäfer (Elateriden).

Erläutert an einem springenden Modell.

Von **Dr. Otto Thilo** in Riga.

(Mit 6 Figuren.)

Ein jedes Kind kennt den Springkäfer, aber wie und warum er springt, das ist noch immer nicht genügend erforscht. Sogar über das „Warum" gehen neuerdings die Ansichten wieder auseinander.

Das Springen findet man gewöhnlich folgendermaßen beschrieben: Der auf dem Rücken liegende Käfer macht seinen Rücken „hohl", indem er einen kleinen Brustdorn (Fig. 1) gegen den Rand einer Grube des 2. Brustringes stützt.

Zieht er nun seine Muskeln stark zusammen, so schnappt der Dorn über den Rand hinweg in die Grube. Hierdurch krümmt sich der Rücken mit solcher Macht nach vorn, dass er heftig gegen den Boden schlägt und das ganze Tier in die Höhe schleudert. — Beobachtet man springende Käfer genauer und zergliedert man hierauf tote, so bemerkt man, dass einiges an dieser Beschreibung nicht ganz stimmt.

Fig. 1 gibt sehr genau die Umrisse des Springkäfers *Semiotus* wieder. Sie wurde mit einem Prisma gezeichnet und hierauf durch Messungen kontrolliert. Das ist sehr bequem ausführbar, da der *Semiotus* eine Länge von 4 cm erreicht. Man ersieht aus Fig. 1, dass der Rücken des Käfers nur wenig gekrümmt ist, selbst wenn der „Brustdorn" weit vom Grubenrande absteht. Ganz unbedeutend wird die Krümmung aber, wenn der Dorn sich gegen den Rand der Grube stützt, wie dies ja gewöhnlich angegeben wird.

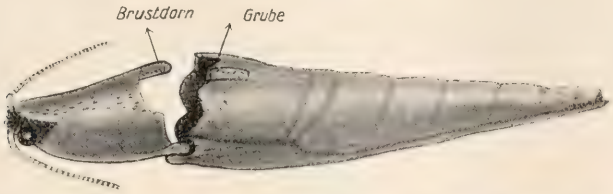


Fig. 1. Springkäfer *Semiotus*. Auf dem Rücken liegend, zum Sprunge bereit. Brustdorn aus der Grube gezogen.

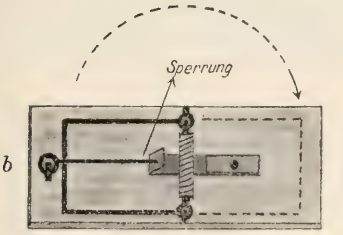


Fig. 2.

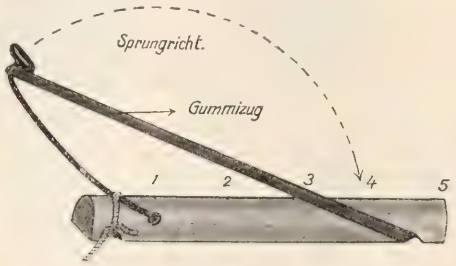


Fig. 3.

Fig. 2. Mausefalle eingestellt. Erhebt man das Ende *b* ein wenig und lässt es fallen, so wird die Sperrung gelöst, der Drahtbügel schlägt nach *b'* hinüber und schleudert die ganze Falle so in die Höhe, dass sie sich überschlägt.

Fig. 3. Entzündet man die Schnur, so schlägt der Drahtbügel nach 4 hinüber. Hierdurch wird das ganze Holz so in die Höhe geschleudert, dass es sich überschlägt in der Pfeilrichtung.

Selbst ein sehr plötzlicher Ausgleich dieser unbedeutenden Krümmung reicht dann nicht aus, um den ganzen Käfer gegen 15 cm und mehr in die Höhe zu schleudern. Das wird also durch andere Mittel bewirkt! Um diese zu ergründen, untersuchte ich eine Vorrichtung genauer, die gleichfalls durch eine „innere Kraft" in die Höhe geschleudert wird.

Wenn man das eine Ende einer eingestellten Mausefalle (Fig. 2) ein wenig erhebt und dann niederfallen lässt, so wird durch die Erschütterung die Sperrung gelöst. Der Bügel *b* schlägt nach *b'* hinüber und durch diesen Schlag auf das Ende *b'* wird die ganze Mausefalle senkrecht so in die Höhe geschleudert, dass sie

sich in der Luft überschlägt. Es ist also hier nur der Schlag auf das eine Ende der Falle, welcher sie in die Höhe schleudert.

Genau dasselbe ist der Fall beim Springen des kurzen Holzstabes, den die Kinder benutzen, wenn sie „Klipp“ spielen.

Sie legen das „Klippholz“ auf einen Stein und schlagen mit einem Stocke auf das eine Ende. Es springt dann in die Höhe und überschlägt sich in der Luft. Hierbei ist es durchaus nicht erforderlich, dass der Schlag genau auf das äußerste Ende fällt.

Das erkennt man leicht, wenn man einen dicken Draht in ein Loch des „Klippholzes“ schiebt, so dass der Draht hin und her bewegt werden kann (Fig. 3). Hierauf befestigt man ihn mit einer Zündschnur und spannt einen Gummiring vom oberen Ende des

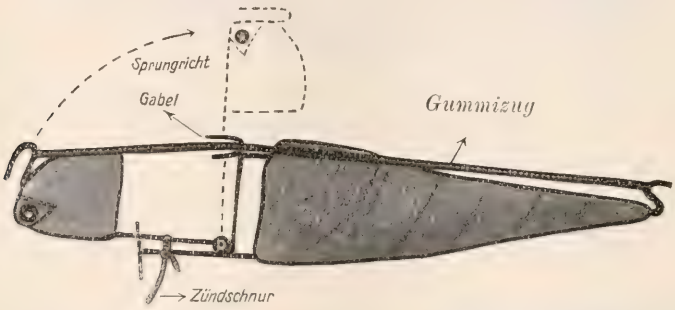


Fig. 4. Springendes Modell des Springkäfers. Drahtgestell mit Stoff überzogen. Entzündet man die Schnur, so wird der Hebel mit dem Kopfteile frei. Er wird dann vom Gummizuge gegen die Gabel geschlagen. Hierdurch wird das ganze Gestell so in die Höhe geschleudert, dass es sich überschlägt in der Richtung des Pfeiles.

Drahtes zum Klippholz. Entzündet man jetzt die Zündschnur, so schlägt der Draht gegen das Ende des Holzes und schleudert es so in die Höhe, dass es sich in der Luft überschlägt in der Richtung des Pfeiles. Der Punkt, an dem der Draht aufschlägt, ist $^1/_5$ der Gesamtlänge vom Ende entfernt (Fig. 3). Das Klipp springt sogar, wenn der Schlag auf die Mitte fällt.

Man sieht also, die Mausefalle und das Klippholz werden durch einen Schlag auf ein Ende in die Höhe geschleudert, obgleich ihre Grundfläche vollständig eben ist und vom Ausgleich einer Krümmung nicht die Rede sein kann. Ganz selbstverständlich springen beide nur auf einer harten Unterlage. Für weniger harten Boden spitzen die Kinder beide Enden des Klippholzes nach Art eines Bleistiftes an. Diese Form ist in Russland allgemein gebräuchlich, während in vielen Gegenden Deutschlands die Form Fig. 3 benutzt wird, selbstverständlich ohne Gummizug. Diese Beobachtungen am Klippholze und an der Mausefalle machten es mir sehr wahrscheinlich, dass auch der Springkäfer oder „Schmidt“ durch einen ähn-

lichen Schlag auf sein vorderes Ende in die Höhe geschleudert wird. Es gelang mir auch dieses nachzuweisen, indem ich aus Draht ein Gestell herstellte, das dem Längsschnitte eines Springkäfers entspricht (Fig. 1 u. Fig. 4). Der einarmige Hebel vorn am Gestell wird mit einer Zündschnur befestigt und hierauf wird ein Gummizug von einem Ende zum anderen gespannt. Entzündet man jetzt die Schnur, so schlägt der Hebel gegen eine Gabel und schleudert das ganze Gestell so in die Höhe, dass es sich in der Luft in der Pfeilrichtung überschlägt. Wir sehen also, mein Gestell hat dieselbe Form und denselben Sprungmechanismus wie der Springkäfer. Es beweist also handgreiflich, dass auch beim Springkäfer der Sprung durch einen Schlag auf sein vorderes Ende erfolgt und

Muskeln des Sprunggelenkes

Fig. 5.

Sprunggelenk des Springkäfers Semiotus so aufgeklappt, dass ein Winkel von 90° entsteht, wie bei einem geöffneten Deckelglase.

Fig. 6.

nicht dadurch, dass er seinen „Rücken hohl macht“ u. s. w. Zu einem derartigen Schlage sind allerdings sehr kräftige Muskeln und ein sehr bewegliches Sprunggelenk erforderlich.

Nach meinen Untersuchungen ist beides vorhanden. Es gelang mir unter der Lupe die Muskeln des Sprunggelenkes darzustellen. Fig. 5 zeigt genau ihren Verlauf. Die Darstellung bereitete große Schwierigkeiten. Sie gelang erst, als ich an 10 großen gelbrandigen Schwimmkäfern (*Dytiscus marg.*) die entsprechenden Muskeln dargestellt und mich so eingeübt hatte. Trotzdem könnte man vielleicht einwenden, unser Springkäfer ist so klein, dass man beim Darstellen seiner Sprungmuskeln sich leicht täuschen kann. Um diesen Einwand zu entkräften, fertigte ich ein Muskelmodell an, das genau die Sprungbewegungen des Käfers nachahmt. Ich musste am Modell den bewegenden Zügen genau dieselben Richtungen geben wie in Fig. 5. Besonders deutlich war das beim Streckmuskel. Dieser hat am Käfer wegen Raummangel einen ganz besonders

ungünstigen Verlauf. Änderte ich am Modell ein wenig seine Richtung, so wurde er durch Todlage unwirksam. Der Streckmuskel entspringt nämlich sehr nahe der Gelenkachse. Er ist nicht sehr stark entwickelt. Hiergegen ist der Sprungmuskel ganz auffallend kräftig. Beide Muskeln sind doppelt, d. h. zu jeder Seite des Käfers entspringt je einer.

Man sieht also, die Sprungmuskeln sind so kräftig und haben eine derartige Richtung, dass sie einen ganz besonders kräftigen Schlag führen können.

Hierbei werden sie wesentlich vom ganzen Bau des Sprunggelenkes unterstützt; denn dieses ist ganz auffallend leicht beweglich. Untersucht man es genauer, so findet man, dass es einen ähnlichen Bau hat wie das Gelenk unserer empfindlichen chemischen Wagen. Bei diesen ruht der Balken auf einer Schneide. Dasselbe ist beim Sprunggelenke der Fall. Hier ruht der vordere Teil des Gelenkes mit einer Schneide in einer Furche des hinteren Gelenkteiles. Schneide und Furche sind gezahnt und verhüten so seitliche Verschiebungen (Fig. 6). Der ganze Schluss des Gelenkes erinnert lebhaft an die „Schlösser" vieler Muscheln, die ja auch durch Schneiden, Furchen und Zähne aneinandergefügt sind. Auch die Fortsätze am freien Rande vieler Muschelschalen erinnern an den Brustdorn der Springkäfer. Ist einmal ihr Brustdorn in die Grube hineingeschnappt, so werden die Gelenkteile so fest aneinandergeschlossen, wie die Schalen einer Muschel. Wie fest der Dorn in seiner Grube sitzt, erkennt man erst deutlich, wenn man die Grube von der Seite her mit einer Uhrmacherfeile auffeilt. Man sieht dann, dass der Dorn genau wie ein krummer Säbel in einer Scheide ruht. Er hat also eine sehr strenge „Kreisführung" und könnte daher öfters in seiner Scheide hängen bleiben, wenn nicht die Wände der Scheide ganz besonders glatt wären. Außerdem ist noch der Dorn behaart. Ein Mittel, das man häufig an Käfergelenken zur Verminderung der Reibung findet. So ist z. B. auch das Innere des Sprunggelenkes vom Springkäfer behaart. Sehr treffend hat schon der Ingenieur Reuleaux darauf hingewiesen, dass diese Haare den Käfern die „Gelenkschmiere" der Wirbeltiere ersetzen. —

Jedenfalls sitzt also der Dorn ganz besonders fest in seiner Scheide, wenn er hineingeschnappt ist und hält dann den ganzen Gelenkteil zwischen erstem und zweiten Körperring sehr fest zusammen. So schützt er vollständig sicher einen Körperteil, der ja nur von einer dünnen Haut überzogen ist.

Der Dorn dient also keineswegs bloß zum Springen, sondern auch als Schutzmittel. Dieser Nutzen des Dornes, „einen wunden Punkt" zu schützen, tritt beim Brustdorn des gelbrandigen Schwimmkäfers noch viel deutlicher hervor. Dieser hat an Stelle des festen

Sprunggelenkes der Springkäfer eine vollständig schlaffe Gelenkverbindung. Sie gewinnt erst einigen Halt, wenn der Käfer seinen Brustdorn gegen ein flaches Grübchen am zweiten Brustringe stützt. Zum Springen kann er den Dorn gar nicht benutzen. Legt man ihn auf den Rücken, so schlägt er allerdings anfangs heftig mit dem Dorn gegen das Grübchen, aber er kommt dadurch nicht auf die Beine.

Hierzu muss er andere Mittel benutzen. Er lüftet plötzlich ein wenig seine Flügeldecken, springt dadurch ein wenig in die Höhe und hilft dann mit seinen langen Beinen nach. Das macht ihm offenbar große Mühe und wenn es ihm nicht gelingt, nachdem er es einige Male versucht hat, so bleibt er oft wie tot auf dem Rücken liegen. —

Ähnliches sieht man auch beim Springkäfer. Wenn er häufiger gesprungen ist und man ihn immer wieder auf den Rücken legt, so ermüdet er und kann schließlich nicht mehr springen. Er versucht dann sich auf die Beine zu wälzen. Das gelingt ihm aber meist erst nach vielen vergeblichen Versuchen. Offenbar ist es ihm leichter, durch Springen auf die Beine zu kommen, so lange seine Springmuskeln noch nicht erschöpft sind. Man kann also sagen: Der Springkäfer springt deshalb, weil für ihn das Springen das bequemste Mittel ist, auf die Beine zu gelangen.

Das ist also die bisher landläufige Ansicht und ich finde keinen Grund dafür, dass sie neuerdings angezweifelt wird.

Ergebnisse.

1. Durch Beobachtungen an lebenden Käfern und durch Anfertigen springender Modelle wurde festgestellt: Der Springkäfer schleudert sich dadurch in die Höhe, dass er mit seinem Brustdorn gegen den zweiten Brustring schlägt. Der Dorn ist hierbei keine Sperrvorrichtung, sondern dient nur zur Führung und Sicherung der Bewegung. Der Sprung kommt nicht so zustande, wie das bisher angenommen wird. Man liest gewöhnlich die Angabe: Der Käfer macht seinen „Rücken hohl", schlägt plötzlich mit dem Rücken gegen den Boden und schleudert sich hierdurch in die Höhe.

2. Einen „Brustdorn" findet man auch beim gelbrandigen Schwimmkäfer (*Dytiscus marginalis*). Er dient ihm aber nicht zum Springen, sondern nur dazu, den ersten und zweiten Brustring fester aneinander zu schließen und so den überhäuteten Raum zwischen beiden Ringen gegen äußere Schädigungen zu schützen.

3. Es ist wahrscheinlich, dass auch bei den Vorfahren der Springkäfer der „Brustdorn" dieselbe Bedeutung hatte und erst allmählich von einer Schutzvorrichtung in eine Springvorrichtung überging.

Hiermit soll durchaus nicht behauptet werden, dass die Schwimmkäfer Vorfahren der Springkäfer waren. Ich fühle mich zu dieser Erklärung veranlasst, da mir einmal ein ähnlicher Stammbaum aufgebürdet wurde, obgleich ich gerade das Gegenteil davon geschrieben hatte. Ich sollte behauptet haben, die Schollen (Pleuronectiden) stammen vom *Zeus faber* ab.

4. Auch der „Gelbrand" kann sich durch einen Sprung auf die Beine helfen, wenn er auf dem Rücken liegt. Er lüftet plötzlich seine Flügeldecken, springt dadurch etwa 1 cm hoch und hilft dann mit seinen langen Beinen nach.

Technisches.

Das Darstellen der Muskeln unserer kleinen einheimischen Springkäfer gelang mir nur durch folgende Technik: Ich legte den Käfer auf einige Tage in 2 Teile Formalin 100 Teile Wasser. Hierdurch wurden ihre Muskeln fester und widerstandsfähiger. Stärker darf man die Formalinlösung nicht nehmen, da die Muskeln hierdurch hart und brüchig werden. Ihre Geschmeidigkeit erhält man, wenn man die Käfer aus der Formalinlösung hebt und dann in 1 Teil Glyzerin 1 Teil Wasser aufbewahrt.

Vor dem Zergliedern lege ich die Käfer für einige Stunden zum Trocknen auf Löschpapier, da man an ihnen die einzelnen Teile besser sieht, wenn sie „halbtrocken" sind. Beim Zergliedern unter der Lupe spanne ich die Käfer in eine Art von Schraubstock. Hierzu benutze ich eine Reißfeder. Ich schiebe die eine „Backe" von hinten her in den Käfer hinein, so dass die Brustringe umfasst werden. Hierauf wird zugeschraubt. Den Stiel der Reißfeder befestige ich mit einer Blechhülse an einem Stative. Zergliedert wird mit einer Schere, Pinzette und Nadeln. Die dargestellten Muskeln werden gefärbt, indem man eine Nadel in Eosinlösung taucht und dann mit ihr unter der Lupe einzeln jeden Muskel betupft. —

Nur durch diese Technik gelang es mir, die sehr kleinen Muskeln unserer Springkäfer deutlich sichtbar zu machen.

Vergl. Thilo. Das Präparieren mit Feilen. Anatom. Anzeig. 1897, Nr. 4.

A. Kerner v. Marilaun. Pflanzenleben.

3. Auflage. Neubearbeitet von A. Hansen. 1. Bd. Der Bau und die lebendigen Eigenschaften der Pflanzen (Zellenlehre und Biologie der Ernährung). Gr. 8. XII u. 495 S. 159 Abbildungen im Text, 21 farbigen, 4 schwarzen und 3 doppelseitigen Tafeln. Leipzig u. Wien, Bibliographisches Institut, 1913.

Kerner's Pflanzenleben hat sich bereits in den früheren Auflagen seinen Platz in der populären (das Wort im besten Sinne verstanden) naturwissenschaftlichen Literatur erobert. Es bildet in

gewissem Sinne das botanische Ergänzungswerk zu Brehm's Tierleben, doch behandelt es mehr die biologische Seite der Botanik und bildet so eine Ergänzung zu dem Werke von Warburg „die Pflanzenwelt". In dieser neuen Auflage, welche der bekannte Gießener Botaniker Hansen darbietet, ist der verbesserte und sehr vermehrte Stoff auf drei Bände verteilt, von denen der erste, vorliegende Band die Zellenlehre und die Biologie der Ernährung behandelt. Hansen bietet im wesentlichen den Kerner'schen Text, aber mit den Abänderungen und Ergänzungen, welche notwendig waren, um das Werk dem Standpunkt des heutigen Wissens anzupassen. Die Illustrationen sind gegen die 2. Auflage um einige vermehrt, die farbigen Tafeln sind beibehalten worden. P.

Brehm's Tierleben.

4. Auflage. — Bd. V. Lurche und Kriechtiere, bearbeitet von Franz Werner. 2. Teil. 113 Abbild. im Text, 19 farbigen u. 18 schwarzen Tafeln, 28 Doppeltafeln nach Photographien u. 2 Kartenbeilagen. Gr. 8. XVI u. 598 S. — Leipzig u. Wien, Bibliographisches Institut, 1913.

Dieser Band bringt den Schluss von Werner's Neubearbeitung der Lurche und Kriechtiere. Er behandelt die Eidechsen, Chamäleons und Schlangen. Auch hier sind in erster Linie die deutschen Arten berücksichtigt worden, ferner die wichtigsten Formen der deutschen Kolonien und ferner solche, die durch bemerkenswerte Lebensweise, durch die Art ihrer Fortpflanzung und Brutpflege, durch Schönheit der Farben und Absonderlichkeit der Gestalt Interesse erregen. Der Herr Bearbeiter, welcher über eine sehr große Zahl eigener Beobachtungen in diesem Abschnitt der Tierkunde verfügt, hat nicht nur diese verwertet, sondern auch die Literaturangaben sorgfältig berücksichtigt. Beachtenswert sind die genauen Angaben über Schlangengifte und die Behandlung des Schlangenbisses, sowie die über den Farbenwechsel der Chamäleonen. Die Abbildungen sind vortrefflich. P.

Brehm's Tierbilder.

2. Teil. Die Vögel. 60 farbige Tafeln aus Brehm's Tierleben. Mit Text von V. Franz. Leipzig u. Wien, Bibliographisches Institut, 1913.

Die bekannte Verlagshandlung hat sich entschlossen, die schönen Tafeln, welche die neueste Auflage von Brehms Tierleben schmücken, in passender Auswahl gesondert herauszugeben. Die Tafeln sind auf grauem Karton aufgesetzt, jede von einem kurzen begleitenden Text aus der Feder des Herrn Dr. Victor Franz begleitet, in einer Mappe vereinigt. Die folgenden Mappen werden die Säugetiere und die Kaltblüter bringen, so dass im ganzen 180 Tafeln zu erwarten sind. Jeder Tafel ist ein Hinweis auf die betreffende

Stelle des Hauptwerks angefügt: Hoffen wir, daß auch dieses Tafelwerk zur Erweiterung der Kenntnis unserer Fauna beitragen werde. P.

S. Šećerov. Licht, Farbe und die Pigmente.

Beiträge zu einer Pigmenttheorie. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. d. Organ., herausgeg. v. Wilhelm Roux. Heft XVIII. Leipzig, Wilh. Engelmann.

Verf. bringt eine Zusammenstellung und Nachprüfung der bisher gewonnenen Erfahrungen über die Beziehungen des Lichtes zu den Pigmenten und Pigmentzellen, wobei er den „provisorischen Versuch" macht, die gegensätzlichen Ansichten der bisherigen Autoren über die Farbenanpassungen einheitlich aufzufassen. Der Kern seiner Gedanken ist in der schon früher gemachten Annahme gelegen, dass die schwarzen Pigmente die ursprünglichen seien und dass von ihnen sich die farbigen Pigmente ableiten. Unter diesem Gesichtspunkt sind die komplizierten Verhältnisse und die sich oft widersprechenden Erfahrungen der Pigmentfrage in verhältnismäßig knapper Darlegung geordnet. Die Ursprünglichkeit des schwarzen Pigmentes, das man mit den farbenempfindlichen Substanzen der Photographie vergleichen kann, zeigt sich in seiner Zersetzung bei Belichtung, wobei es das Bildungszentrum für Rot, Gelb und Blau darstellt. Die Wirkungen des Lichtes sind so, dass weißes Licht schwarzes wie farbiges Pigment zersetzt; farbiges Licht wirkt auf schwarzes Pigment farbenverändernd, auf farbiges je nach den besonderen Umständen zerstörend, Komplementärfarben erzeugend oder die Farbe verstärkend. Im Prinzip hält Verf. seine Ansicht über die Zusammensetzung des schwarzen Pigmentes für übereinstimmend mit der Existenz der Doflein'schen polychromatischen Chromatophoren. Auch chemische Reaktionen deuten zum Teil auf die Zusammensetzung des schwarzen Pigmentes hin. Entstehen kann es sowohl im Lichte wie im Finstern; zur Erhaltung der Chromatophoren ist ein bestimmter Lichtgenuss erforderlich. Die verschiedenen Wirkungen des Lichtes werden aus der Literatur erklärt.

Die Mimikryfälle bei Lepidopteren beruhen auf Färbungen mit gleichfarbigen Pigmenten. Sie entstehen durch die monochromatische Belichtung der als vorhanden angenommenen schwarzen Pigmente während des letzten Teils der Raupen- und der ganzen Puppenzeit. Dabei wirken Temperatur, Lichtverhältnisse und Sensibilität der Entstehung der farbigen Pigmente nicht entgegen. Den Farbenzustand eines Tieres bedingen viele Faktoren, die verschieden einwirken. Laufen die einzelnen Wirkungen in entgegengesetzt gerichteten Reaktionsbahnen, so resultiert Farbenwechsel; laufen sie in gleichgerichteten Bahnen, so erhält man Homochromie und Farbenanpassung. H. C. Müller, Königsberg i. Pr.

O. M. Reuter. Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte.

Revid. Übersetzung aus dem Schwedischen von A. u. M. Buch. Berlin, R. Friedländer & Sohn. 448 Seiten

Es ist freudig zu begrüßen, dass dieses Buch ins Deutsche übersetzt worden ist. Es ist der erste Band einer ausführlichen und zusammenfassenden Darstellung unserer Kenntnisse vom Sinnen- und Seelenleben der Insekten. Verf. bringt in diesem Bande fortschreitend eine Schilderung der einfachsten Instinkte bis zu den komplizierteren und schließt mit einer Darstellung der Anfänge eines sozialen Zusammenlebens, wie es bei höher entwickelten Insektenformen vorkommt. Es wird uns so ein möglichst vollkommenes Bild der täglichen Gewohnheiten, gruppiert nach den Aufgaben, die dem einzelnen Insekt während seines Lebenslaufes gestellt sind, geliefert. Nahrungs-, Schutz-, Geschlechts-, Nestbau-, Brutpflege- und Geselligkeitsinstinkte werden behandelt, in erster Linie also angeerbte Triebe und Instinkte, selten individuell erworbene Erfahrungen. Was das Buch wertvoll macht, ist die ungeheure Fülle von Beobachtungen, die aus der gesamten Literatur mit großem Verständnis zusammengestellt sind und ihre begrenzte Kritik. Wenn auch die Auffassungen mitunter diskutierbar sind, so sind Wert und praktische Bedeutung des Werkes darum nicht zu unterschätzen, und die kleinen, unvermeidlichen Mängel einer solchen ersten zusammenstellenden Schrift sind gegenüber der Beherrschung des Stoffes und der feinsinnigen Betrachtungsweise des Autors vollständig belanglos. **H. C. Müller.** Königsberg i. Pr.

Schmeil's Naturwissenschaftliche Atlanten.

E. Gramberg. Die Pilze der Heimat. 1. Bd.: Blätterpilze. 8. X u. 70 S. 66 Tafeln. — 2. Bd.: Löcherpilze und kleinere Familien. VI u. 108 S. 50 Tafeln. Leipzig, Quelle & Meyer, 1913.

Die vom Maler Doerstling herrührenden farbigen Tafeln stellen die Pilze (mit wenigen Ausnahmen) in ihrer natürlichen Größe und in ihrer natürlichen Umgebung dar, in den meisten Gruppen von Längsschnitten oder Anschnitten begleitet, welche die Erkennung erleichtern. Jeder Tafel ist eine ausführliche Beschreibung beigegeben mit genauen Maßangaben begleitet, die lebenden Pilzen entnommen sind. Bei jedem Pilz ist bemerkt, ob er essbar oder giftig ist. Bei der Auswahl wurden die ersteren vorzugsweise berücksichtigt; unter 130 beschriebenen Arten sind 96 Speisepilze, 28 ungenießbare und 6 giftige Arten. Dem zweiten Bande ist ein allgemeiner Teil angehängt, in welchem Bau und Leben der Pilze, ihre chemische Zusammensetzung, ihre Bedeutung als Nahrungsmittel, die Vergiftungen durch Pilze, das Sammeln und Behandeln

der Speisepilze bis zur Zubereitung, der Handel mit Pilzen, das Sammeln für wissenschaftliche Zwecke behandelt werden. Dann folgt ein Speisepilzkalender, einige Winke für die Zubereitung, eine systematische Übersicht der Klassen, Ordnungen und Familien, sowie der Gattungen und eine Übersicht der Literatur und ein Autorenverzeichnis. P.

Dr. Julius Fischer. Das Problem der Brütung.

Eine thermo-biologische Untersuchung. 156 S. Leipzig, Quelle & Meyer.

Entgegen der allgemein — bei Wissenschaft und Praxis — geltenden Ansicht, dass zum Ausbrüten von Eiern nur eine gleichmäßige Einwirkung von Wärme notwendig ist, vertritt Fischer in dieser Schrift die Theorie, dass nicht die Wärmezufuhr, sondern „die Wärmeabgabe als Wirkung eines Temperaturunterschiedes, d. h. die Kühlung der Eierunterseiten" die Entwickelung der Vogelembryonen bewirke. Es muss ein Temperaturgefälle vorhanden sein, um die Wärme in andere Energie überzuführen, und deshalb ist neben der Wärmezufuhr von oben her eine Kühlung von unten für das Ei erforderlich. Dies wird nicht physiologisch erwiesen sondern aus der Praxis. Den Hauptinhalt des Buches bilden demnach eine Unmenge Literaturangaben über die Bauart aller Nestformen, die für eine Kühlung der Eier vom Boden her sprechen. Bemerkenswert ist, dass der Verfasser das Problem des Vogelzuges darin gelöst sieht, dass die Vögel bei der Brütung kühle Nester gebrauchen und deshalb nach dem Norden ziehen. — Die interessanten Ausführungen wenden sich an die Wissenschaft ebenso wie an die Praxis der Geflügelzucht. H. C. Müller. Königsberg i. Pr.

Richard Sternfeld. Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas.

8. 81 S. 30 Tafeln. Leipzig, Quelle & Meyer, 1912.

Die knappen, aber genügenden Beschreibungen, die Bestimmungstabellen und die vortrefflichen Abbildungen werden dem wandernden Naturforscher wie dem Liebhaber, der diese Tiere in seinen Terrarien hält, nicht nur bei der zoologischen Bestimmung, sondern auch durch ihre Belehrung über die Lebensweise und Gewohnheiten der Tiere von Nutzen sein. Die europäischen, insbesondere die einheimischen Arten sind vorzugsweise berücksichtigt. P.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. März 1914. № 3.

Inhalt: **Lakon**, Über einige Abweichungen im herbstlichen Laubfall und ihre Natur. — **Kassianow**, Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie) (Fortsetzung). — **Herwerden**, Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen. — Neger, Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). — Tumann, Pflanzenmikrochemie. — Gohlke, Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche. —

Über einige Abweichungen im herbstlichen Laubfall und ihre Natur.

Ein Beitrag zur Frage der jährlichen Periodizität.

Von Georg Lakon.

Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, dass bei einigen sommergrünen Holzarten die Blätter im Herbst wohl absterben und vertrocknen, aber zum Teil den ganzen Winter hindurch am Baum hängen bleiben.

Diese Erscheinung ist am meisten auffällig bei der Rotbuche (*Fagus silvatica*) und den einheimischen Eichenarten (*Quercus pedunculata* und *Q. sessiliflora*).

Es ist nun sehr eigentümlich, dass nicht alle Individuen oder nicht alle Zweige eines und desselben Individuums das gleiche Verhalten zeigen. Die Frage, ob in diesen Abweichungen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit herrscht, ist gewiss die erste, welche für das physiologische Verständnis der Erscheinung beantwortet werden muss.

Während Pfeffer[1]) bei gelegentlicher Erwähnung der Erscheinung nur von „manchen Individuen der Buche, Eiche etc.“ spricht,

1) Pflanzenphysiologie. Bd. II (2. Aufl. 1904), p. 277.

machen einige Autoren forstbotanischer Werke bestimmtere Angaben. Ich möchte hier nur das zitieren, was Willkomm[2]) sagt: „Jüngere Traubeneichen pflegen die verwelkten Blätter den ganzen Winter hindurch zu behalten, ältere wenigstens an den untersten Ästen, doch kommt diese Erscheinung nicht selten auch bei der Stieleiche vor.“ „Junge Rotbuchen behalten das beim Vertrocknen sich braungelb färbende Laub bis zum Frühling.“ Diese Angaben Willkomm's kann ich nur bestätigen; die Erscheinung tritt tatsächlich nur bei jungen Individuen, an den untersten Zweigen älterer Bäume, an beschnittenen oder verstümmelten Exemplaren, Hecken, Stockloden u. dgl. auf.

Außer den erwähnten, für die Erscheinung typischen Holzarten gibt es auch mehrere andere Arten, welche dasselbe, aber nur in kleinem Umfang zeigen. Ich habe dies gelegentlich bei zahlreichen Arten beobachtet, aber bei einer Lindenart, *Tilia mandschurica* Rupr. et Maxim.[3]) näher festgestellt: hier sind es nur Stammloden (Schößlinge, Wasserreiser), welche längere Zeit hindurch frisch bleiben und ihre schließlich abgestorbenen Blätter bis zum nächsten Frühjahr behalten. Es ist nun kein Zufall, dass die Blätter dieser Stammloden stets kräftig gewachsen sind und Riesendimensionen erreichen. Ihr ganzes Aussehen weist auf eine bedeutend bessere Ernährung hin. Ihre bevorzugte Lage — sie sitzen unmittelbar am Stamme — ermöglicht ihnen eine bessere Versorgung mit Wasser und Nährsalzen.

Diese Gesetzmäßigkeit erinnert an Erscheinungen des Laubfalls in den Tropen. Ich beschränke mich, einige Beispiele aus den Arbeiten von Klebs und Volkens zu entnehmen. Volkens[4]) macht darauf aufmerksam, dass an der Stammbasis oder an dicken Ästen wachsende Sprosse (Wasserreiser) ein kräftigeres Wachstum zeigen und längere Zeit am Leben erhalten bleiben, so dass sie sich von den übrigen kahlen Ästen deutlich abheben. Ferner weist er auf das Verhalten von jungen Individuen von *Tectona grandis* hin, welche in Ost-Java im Sommer, also in einer Zeit, wo ältere Bäume kahl stehen, beblättert sind. Derartige Abweichungen

2) Waldbüchlein (4. Aufl. herausgeg. von Neumeister, 1904), p. 88 u. 97. — Forstliche Flora von Deutschland und Österreich (2. Aufl. 1887), p. 405 u. 437.

3) Diese schöne, harte Art ist in Tharandt vereinzelt als Alleebaum angepflanzt; der Silberglanz ihrer Blattunterseite erinnert an *Tilia tomentosa* Moench, weshalb sie vom Laien Silberlinde genannt und mit letztgenannter Art verwechselt wird. Die mandschurische Linde hat in der Tat große Ähnlichkeit mit der ungarischen Silberlinde, unterscheidet sich aber deutlich von dieser insbesondere durch ihre Blattserratur (entfernt grannenzähnig!) und den Bau ihrer Früchte (rundlich, filzig-feinkörnelig, ungerippt). Beide Arten sind mit Sternhaaren versehen. (Vgl. C. K. Schneider, Ill. Handb d. Laubholzkunde, 1912, Bd. II, p. 384, 386)

4) Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin, Borntraeger, 1912, p. 108, 109 und 125.

konnte auch Klebs[5]) feststellen. Er teilt u. a. mit, dass nach Angaben von Herrn Oberförster Los die aus abgehauenen Baumstümpfen entspringenden kräftigen Sprosse (Stockloden) von *Tectona* auch zur Trockenzeit frisch beblättert sind und weist auf die schon früher von Wright gemachte Angabe hin, dass nämlich bei zahlreichen Holzarten der periodische Laubfall in Ceylon erst bei älteren Bäumen eintritt.

Diese Abweichungen im herbstlichen Laubfall in den Tropen sind denjenigen, die ich in bezug auf den herbstlichen Laubfall einiger einheimischer Bäume eben erwähnte, durchaus parallel. In dem Ausbleiben eines physiologischen Abstoßens der Blätter kann ich nur die Tendenz zum Überwintern der Blätter erblicken.

Zur Begründung dieser Auffassung sei zunächst der Blattfall als solcher näher ins Auge gefasst. Das aktive Abstoßen der Blätter steht wohl mit dem Absterben derselben nicht unter allen Umständen in unmittelbarem Zusammenhang. Denn während oft die in normaler Weise abgestoßenen Laubblätter noch nicht völlig abgestorben sind, bleiben die durch energische äußere Eingriffe plötzlich abgetöteten Blätter am Zweige hängen, d. h. es bleibt ein aktives, physiologisches Abstoßen aus. Es ist z. B. allgemein bekannt, dass das Laub abgebrochener jugendlicher Zweige trotz völliger Vertrocknung doch längere Zeit am Zweige hängen bleibt und erst durch äußere mechanische Eingriffe weggerissen werden kann[6]). Das aktive Abstoßen, welches den Laubfall kennzeichnet, ist somit eine Folge des langsam schwindenden Lebens, oder zum mindesten der allmählichen Außerfunktionssetzung[7]) der Blätter. Wir wissen ja auch tatsächlich, dass die Veränderung der Lebensbedingungen (z. B. Verdunklung u. a. m.) bei einigen Pflanzen einen aktiven Laubfall zur Folge hat.

Die in der Natur langsam auftretende ungünstige Veränderung der äußeren Bedingungen hat die allmähliche Bildung der Trennungsschicht zur Folge. Beim plötzlichen Eintritt ungünstiger Witterung (z. B. Frost) im Herbst werden die mit wohlausgebildeter Trennungsschicht versehenen Blätter (soweit sie überhaupt noch am Baum hängen) zum Abstoß gelangen. Die absterbenden und vertrocknenden Blätter von jungen Individuen oder von Wasserreiser fallen deswegen nicht ab, weil sie noch ohne Trennungsschicht versehen waren, als sie vom Tode ereilt wurden. Sie befanden sich sozusagen noch in jugendlichem Zustand, als der plötzliche äußere schädliche Einfluss auf sie wirkte; sie zeigen also dasselbe Ver-

5) Über die Rhythmik in der Entwickelung der Pflanzen. Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl., 23. Abh. 1911, p. 50. — Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl. Bd. 32, 1912, p. 282.

6) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c., p. 276ff.

halten wie die schon erwähnten jugendlichen Zweige, wenn sie im Sommer abgebrochen werden.

Wir gelangen somit zu der Frage, warum die Blätter jüngerer Individuen oder von Stockausschlägen eine Verspätung in der Anlage und Ausbildung der Trennungsschicht aufweisen. Die Annahme von „inneren" Ursachen oder einer „erblichen Eigenschaft", welche zur Erklärung von derartigen Fragen der Periodizität herangezogen wird, ist wohl hier am wenigsten angebracht, denn es ist kaum denkbar, dass, wie schon Klebs betonte, jüngere Bäume andere erbliche Eigenschaften besitzen als ältere. oder gar Zweige desselben Individuums in ihren erblichen Eigenschaften solche Verschiedenheiten aufweisen. Aus den neueren Untersuchungen über die Periodizität geht vielmehr klar hervor[8]), dass alle mit derselben in Zusammenhang stehenden Erscheinungen zum mindesten eine indirekte Folge der Außenwelt sind.

Klebs[9]) bringt das analoge Verhalten der tropischen Holzpflanzen mit der ungleichen Wasser- und Nährsalzversorgung der oberen Zweige und der basalen Sprosse in Zusammenhang: „Diese Sprosse stehen in nächster Verbindung mit dem Wasser und Nährsalz aufnehmenden Wurzelsystem, sie schöpfen direkt aus der Quelle, während die oberen viel weiter entfernt sind und diese Stoffe mit hundert anderen teilen müssen. Diese nicht bestreitbaren Beziehungen bestätigen nur das, was meine Versuche mit jüngeren Exemplaren gesichert haben. Diese wuchsen monatelang ununterbrochen fort, während Sprosse älterer Bäume in Buitenzorg monatelang ruhen. Das lässt sich meiner Meinung nach nicht anders erklären, als dass die Wachstumsbedingungen für solche ältere Bäume nicht das ganze Jahr hindurch optimal sein können."

Dieser Auffassung Klebs' kann ich nur zustimmen. Dass basale Sprosse bezw. jüngere Bäume in bezug auf die Nährsalzversorgung gegenüber den oberen Zweigen älterer Bäume im Vorteil sind, ist wohl nicht zu bezweifeln. Andererseits ist die große Bedeutung der Nährsalze für die Periodizität durch Klebs' und meine[10]) Versuche zur Genüge erwiesen. Meine Versuche haben eben gezeigt, dass die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze eine sehr große ist. Aus diesem

7) Es soll damit nicht gesagt sein, dass die Außerfunktionsetzung des Organs die „unmittelbare Ursache" des Abstoßens sei. Das Abstoßen wird wohl eher die Folge der durch die abnormen äußeren Faktoren, welche eine normale Funktion der Blätter nicht gestatten, korrelativ eingetretenen Störung sein.

8) Vergl. dazu meine kritische Literaturstudie in der Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. XI, 1913, p. 28—48.

9) 1912, l. c., p. 274—275.

10) Lakon, Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschr. f. Botan. IV, 1912, p. 561—582.

können wir folgern, dass die Auffassung Klebs' auch für die bei unseren einheimischen Gewächsen auftretenden Erscheinungen Gültigkeit hat.

Durch die bessere Wasser- und Nährsalzversorgung, welche jüngere Bäumchen sowie die basalen Sprosse oder Stockausschläge älterer Bäume genießen, tritt bei diesen eine empfindliche Verminderung des Nährsalzfaktors viel später ein als dies bei den oberen Zweigen älterer Bäume der Fall ist. Die Folge dieser Verspätung ist, dass zum Herbst die Trennungsschicht noch nicht ausgebildet ist. Beim Eintritt der ersten Fröste sterben diese Blätter ab und vertrocknen, sie fallen aber infolge des Mangels einer Trennungsschicht nicht ab. Es ist höchstwahrscheinlich, dass, wenn solche Blätter von den starken Einflüssen wie Frost u. dgl. geschützt werden, später durch weitere allmähliche ungünstige Gestaltung der übrigen äußeren Bedingungen (z. B. der Beleuchtung) zur Ausbildung der Trennungsschicht schreiten und schließlich zur aktiven Abstoßung gelangen werden. Bei Beibehaltung der übrigen äußeren Bedingungen in günstigem Maße würden die Blätter frisch und gesund bleiben und überdauern; dies ist auch tatsächlich bei den tropischen Pflanzen der Fall.

Es entsteht nun die Frage, warum nur die genannten Pflanzen die Erscheinung regelmäßig zeigen, d. h. warum bei anderen Arten in der Regel kein auffallender Unterschied zwischen jungen und älteren Bäumen, unteren und oberen Zweigen, Stockausschlägen und normalen Sprossen besteht? Hierfür kommt meines Erachtens hauptsächlich die in der spezifischen Struktur begründete große Abhängigkeit dieser Baumarten vom Wasser- und Nährsalzfaktor und ihre schwächere Reaktionsfähigkeit gegen die übrigen Lebensbedingungen in Betracht. Damit steht der spätere Laubfall (bezw. spätere Ausbildung der Trennungsschicht) dieser Bäume in Zusammenhang. Dass Eichen und Buche in gleichem Maße auf den Boden hohe Ansprüche stellen ist genügend bekannt, so dass der große Einfluss des letzteren auf das Leben der genannten Baumarten nicht überrascht. Andererseits haben meine schon erwähnten Versuche deutlich gezeigt, wie groß gerade bei Eiche und Buche die Abhängigkeit der Periodizität vom Salzfaktor ist.

Auch bei *Tilia mandschurica* konnte ich Erscheinungen feststellen, welche mit der oben ausgesprochenen Ansicht völlig übereinstimmen. Erstens warfen die mandschurischen Linden, die ich beobachtete, ihr Laub später ab als die übrigen, am selben Ort stehenden *Tilia*-Arten, und dann zeigten jene an verschiedenen Standorten miteinander größere Unstimmigkeiten als diese und

11) l. c., p. 384.

zwar auch dort, wo Temperaturunterschiede, Winde u. s. w. eine solche Abweichung zu erklären nicht imstande waren. Der große Einfluss des Salzfaktors ist andererseits daraus zu ersehen, dass nämlich die direkt am Stamm oder kräftigen Ästen wachsende Langsprosse der mandschurischen Linde überraschend größere Blätter bilden als die übrigen Zweige, eine Erscheinung, die bei anderen *Tilia*-Arten in dem Maßstabe nicht anzutreffen ist. Die normalen Blätter von *Tilia mandschurica* hatten nach meinen Messungen im Durchschnitt eine Größe von 6—10 cm, die der Stammloden von 17—20 cm. Nach Schneider[11]) messen jene 6—15 cm, diese bis über 32 cm im Durchmesser.

Nehmen wir den Salz- und Wasserfaktor bei diesen Erscheinungen als maßgebend an, so ist es wohl nicht zu verwundern, dass die Erscheinungen des Laubfalls bei den genannten und dergleichen Bäumen großen Abweichungen unterworfen sind. Wenngleich im allgemeinen die Blätter bei jüngeren Bäumen hängen bleiben, bei älteren abgeworfen werden, so ist doch eine genauere Altersgrenze nicht zu ziehen. Denn nicht das Alter der Pflanze als solches ist für die Erscheinung maßgebend, sondern die mit jenem verbundene Vergrößerung des oberirdischen Umfanges der Pflanze. Bei Vergrößerung der Blattmasse muss auch der „Kampf um die Nährsalze“ (Klebs) ein noch erbitterterer werden. Geht die Vergrößerung der Blattmasse mit dem Alter nicht gleichen Schritt (durch Verstümmelung, Beschneiden, Wildbiss u. s. w.), so wird das Hängenbleiben der Blätter selbst bei höherem Alter anzutreffen sein. Als extremen derartigen Fall können wir die Schößlinge an alten Baumstümpfen (Stockloden) betrachten; und wir haben schon gesehen, dass in den Tropen bei solchen Stockloden der Laubfall in der Tat ausbleibt. Starker Schnitt einiger Exemplare der mandschurischen Linde, die ich beobachtete, hatte reichliche Lodenbildung zur Folge und hier trat auch die Erscheinung des Hängenbleibens der Blätter im großen ein. Bei dieser Gelegenheit sei noch erwähnt, dass diese Schößlinge nicht unten am Stamm, sondern auch in den obersten Partien der Krone an dicken Ästen anzutreffen waren, so dass vom Einfluss eines anderen Faktors, wie etwa Beschattung, keine Rede sein kann.

Verhalten sich also gleichalterige Bäume derselben Baumart bei gleichen klimatischen Bedingungen in bezug auf den Laubfall verschieden, so muss der Bodenfaktor in Betracht gezogen werden. Der Bodenfaktor kommt aber für einen Baum doppelt zur Geltung. Einerseits kommt die schon erwähnte, durch die Bodenverhältnisse bedingte Wasser- und Nährsalzversorgung des erwachsenen Baumes in Betracht. Andererseits aber hat die Beschaffenheit des Bodens für die Entwickelung des Wurzelsystems des heranwachsenden Individuums große Bedeutung. Eine

durch die Bodenbeschaffenheit bedingte gute Ausbildung des Wurzelsystems muss wohl für die Wasser- und Nährsalzversorgung der Pflanze zeitlebens von großer Bedeutung sein.

Aus diesen Darlegungen können wir den Schluss ziehen, dass der Bodenfaktor die individuellen Verschiedenheiten in dem Laubfall der Holzgewächse wohl zu erklären imstande ist. Dort, wo die Abhängigkeit der Pflanze vom Bodenfaktor am größten ist (Eichen, Buche, mandschurische Linde u. a. m.), sind auch die größten individuellen Verschiedenheiten im Laubfall zu suchen.

In gleicher Weise können uns die individuellen, zeitlichen Schwankungen in der Periodizität überhaupt verständlich erscheinen. So wie der Laubfall, wird auch der Laubausbruch vom Bodenfaktor beherrscht, bei anspruchslosen Arten weniger als bei Nährsalzgierigen. Bei jungen Fichtenanpflanzungen sehen wir beispielsweise des öfteren im Frühjahr große individuelle Verschiedenheiten im Laubausbruch gleichalteriger, nebeneinander stehender Individuen, wie auch der Wuchs individuell verschieden ist. Soll dort das Verhältnis zwischen Laubmasse und Wurzelsystem nicht von Einfluss sein?

Das Vertrocknen und Nichtabfallen der Blätter bei Eichen, Buche und anderen Holzgewächsen ist demnach eine im Wesen der durch die äußeren Faktoren bedingten Periodizität begründete Erscheinung. Sie stellt ein Bindeglied zwischen typischen Winterkahlen und tropischen teilweise überdauernden Gewächsen dar. Sie zeigt aber ferner — und das ist für die Frage der Natur der Periodizität von prinzipieller Bedeutung —, dass die Theorie Klebs' jede Einzelfrage, welche mit der Periodizität in Zusammenhang steht, in befriedigender Weise zu beantworten imstande ist. Die Erscheinung ist geradezu ein neuer Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese.

* * *

Vorliegende Notiz lag schon fertig vor, als eine Arbeit gleichen Inhalts von W. Magnus in dieser Zeitschrift erschien[12]). Dieser Autor vergleicht ebenfalls die Erscheinung des Hängenbleibens der Blätter der Eichen und der Buche mit ähnlichen Erscheinungen in den Tropen, ist aber mit Dingler und Schottky geneigt, darin einen „physiologischen Atavismus" zu erblicken. Es sei die Tendenz zur Beibehaltung der Blätter vorhanden, da diese Arten immergrüner Abstammung seien und sich die Periodizität noch nicht angeeignet haben. Der immergrüne Charakter sei ferner bei den verschiedenen Individuen verschieden ausgeprägt, bei jugendlichen

12) Bd. 33, 1913, Nr. 6, p. 309—337.

Bäumen stärker als bei älteren u. s. w. Und in gleicher Weise müsse das verschiedene Verhalten von Zweigen desselben Individuums auf einen individuell verschiedenen Grad der neuerworbenen Periodizität aufgefasst werden: „Die Periodizität sei vom Stamm abgerückt und auf die Zweige übergegangen."

Wenngleich Magnus die Bedeutung der äußeren Bedingungen nicht unterschätzt und auch den Wasser- und Nährsalzfaktor gebührend berücksichtigt, kommt er doch zu dem Schluss, dass eine mit der Arteigentümlichkeit verknüpfte Disposition für alle periodischen Erscheinungen maßgebend ist. „Es gibt also in der Tat bei den tropischen Bäumen ebenso wie zum Teil bei Eichen und Buche eine von dem direkt wirkenden Wechsel äußerer Einflüsse ganz unabhängige Periodizität, die auch nicht als Nachwirkung früherer periodisch wechselnder äußerer Einflüsse aufgefasst werden kann [13]).

Die uns hier beschäftigende Frage ist mit der ohnehin subtilen Frage der Periodizität im allgemeinen so eng verknüpft, dass man bei einer Diskussion der Anschauungen Magnus' die ganze Frage der Periodizität hätte aufwerfen müssen. Ich möchte hier jedoch nur einige Punkte unseres engeren Themas berühren, da mir die Annahme eines physiologischen Atavismus zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens unserer Eichen und Buche doch sehr ausgesucht und wenig gerechtfertigt erscheint.

Wenn die Ahnen unserer Eichen und Buche unter klimatischen Bedingungen zu suchen wären, die etwa denjenigen der Mittelmeerländer entsprächen, so müssten wohl diese Baumarten gerade in diesen Ländern ihre immergrüne Natur beibehalten haben, oder zum mindesten müsste ihr Verhalten dort am meisten an ihre immergrüne Natur erinnern, was doch nicht der Fall ist. Dass aber das eigentümliche Verhalten dieser Bäume allein nicht genügt, auf einen physiologischen Atavismus zu schließen, lehrt auch das von mir erwähnte Verhalten der mandschurischen Linde. Diese im kalten Klima der Mandschurei vom Amurgebiet bis M.-Korea und Halbinsel Liaodun einheimische Art [14]) hat sicher nicht von Abstammung das Bestreben zu überwintern, so dass sie andere Linden wärmerer Klimate darin erheblich übertrifft. Wenn sie dies dennoch tut, so muss man hierfür andere Momente in Betracht ziehen.

Magnus konnte bei seinen während mehrerer Winter angestellten Beobachtungen feststellen, dass „das Verhalten der einzelnen Bäume in den aufeinanderfolgenden Jahren ein recht gleichartiges ist" [15]). Ist nun diese Tatsache als ein Beweis einer individuellen Disposition anzusehen und steht dieselbe mit meiner Auffassung in

13) l. c., p. 333.
14) Schneider, Handbuch, l. c., p. 385.
15) l. c., p. 312.

Widerspruch? Meines Erachtens entschieden nicht, denn die lokalen Bodenverhältnisse (günstig oder ungünstig) bleiben stets die gleichen, ebenfalls das damit in Zusammenhang stehende Verhältnis zwischen Blattmasse und Entwickelung des Wurzelsystems. Die Veränderung der Laubfallverhältnisse solcher meist konstant sich verhaltenden Bäume durch Veränderung der Wasser- und Nährsalzversorgung des Laubes (z. B. durch Verstümmelung und Begünstigung der Bildung von Stamm- oder Stockloden) steht aber zu einer inneren individuellen Disposition in direktem Widerspruch.

Im Gegensatz zu Magnus und in Übereinstimmung mit anderen Autoren (Lasch, Nördlinger) konnte ich eine gewisse Abhängigkeit der Erscheinung von der Witterung beobachten. Vor allem erwies sich ein plötzlicher Einbruch des Winters bezw. ein jäher Wechsel extremer Temperaturen im Herbst als sehr wirksam; die gereiften Blätter fielen plötzlich ab, die ungereiften vertrockneten und blieben am Baume hängen. Ein genaues Verhältnis zwischen äußeren Einflüssen und der Erscheinung lässt sich aber ohne Anstellung spezieller Versuche nicht feststellen, da die verschiedenen Faktoren in komplizierter Weise ineinander greifen.

Es ist wohl unmöglich, in der Erscheinung eine biologische (ökologische) Zweckmäßigkeit auffindig zu machen. Wenn einige durch bessere Wasser- und Nährsalzversorgung bevorzugten Zweige ihren Blättern ein längeres Leben ermöglichen, so ist dies auch vom Zweckmäßigkeitsgesichtspunkt aus nicht verwunderlich. Wenn aber diese lebensfähigen Blätter doch plötzlich von extrem ungünstigen Bedingungen betroffen vom Tode ereilt werden, so braucht man darin keine besondere Zweckmäßigkeit zu suchen; die Pflanze wird ja auch dadurch in keiner Weise beeinträchtigt. Durch die Annahme einer individuellen, in der Art begründeten Disposition ist aber auch das Zweckmäßigkeitsprinzip keinesfalls gerettet, denn es ist unverständlich, zu welchem Zweck die fraglichen Arten ihre Disposition Jahrtausende hindurch beibehalten haben.

Die Erscheinung der Johannistriebbildung bei Eichen und der Buche, die Magnus ebenfalls in die uns beschäftigende Frage hereinzieht, steht wohl auch mit der großen Abhängigkeit dieser Arten vom Bodenfaktor in Zusammenhang, wobei auch die übrigen äußeren Lebensbedingungen von korrelativer Bedeutung sind. Magnus[16]) stützt sich auf die Versuche von Späth[17]) und vermisst einen Zusammenhang zwischen diesem Verhalten der Eichen und Buche und den äußeren Lebensbedingungen; er meint, dass man auch bei der Johannistriebbildung mit Anklängen von Bäumen zu tun hat, die unter anderen klimatischen Bedingungen aufgewachsen

16) l. c., p. 318—319.
17) l. c.

sind. Wie ich nun aber an anderer Stelle gezeigt habe[18]), sind die Schlussfolgerungen, die Späth aus seinen Versuchen zieht, nicht gerechtfertigt; die Versuche zeigen im Gegenteil, dass die Johannistriebbildung mit den äußeren Bedingungen in Zusammenhang steht. Diese Auffassung teilt auch Klebs in seiner neuesten Arbeit[19]), er erblickt in den Ergebnissen der Späth'schen Versuche eine Bestätigung seiner Auffassung von der Abhängigkeit der Periodizität von den äußeren Bedingungen. Die Versuche von Späth ergaben u. a., dass abnorme Trockenheit, schlechte Ernährung, Verletzung der Wurzeln oder mangelhafte Pfropfung sowie Beschattung die Johannistriebbildung ganz oder teilweise unterdrücken können, während durch gute Ernährung, Schnitt und Dunkelkultur die Bildung von Johannistrieben wesentlich gefördert wurde[20]). Diese Versuche zeigen meines Erachtens zur Genüge, dass hier ein Zusammenhang zwischen Johannistriebbildung und Wasser- bezw. Nährsalzversorgung besteht. Die Aufklärung der näheren Verhältnisse in der Natur muss weiteren, speziellen Versuchen überlassen werden; aus dem vorliegenden Tatbestand können wir aber mit Sicherheit schließen, dass die Erscheinung der Johannistriebbildung keinesfalls für die Annahme eines physiologischen Atavismus bei den Eichen und der Buche spricht.

Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von **Dr. Nicolai Kassianow**, Moskau.

(Fortsetzung statt Schluss.)

5. Zusammenstellung der embryologischen Daten.

Wir können die wichtigsten Tatsachen der Lungenentwickelung bei den Spinnen folgendermaßen zusammenfassen.

1. Die Lungen entstehen im engsten Zusammenhang mit den embryonalen Extremitäten und zwar in denjenigen Segmenten des Abdomens, in welchen auch bei *Limulus* Respirationsorgane sich befinden. (Diese Übereinstimmung ist besonders groß bei den Skorpionen und *Limulus*, wo sie Segment für Segment nachgewiesen werden kann, weil die allgemeine Zahl der Segmente in Prosoma und Mesosoma dieselbe ist, weil die embryonalen Beine

18) Lakon, Neuere Untersuchungen zur Frage der jährlichen Periodizität u. s. w. (Zeitschr. f. Forst- u. Landw. XI, 1913), p. 40—44.

19) Klebs, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwickelung der Pflanzen. Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 1913, 5. Abh. p. 34.

20) Späth, l. c., p. 50—60.

des Abdomens bei *Scorpio* ebenfalls in der Zahl von 6 Paaren sich finden und weil bei *Limulus* und bei *Scorpio*, wie es scheint, ein und dasselbe embryonale Segment während der Entwickelung verschwindet (Brauer 1895). Die Extremität des 8. Segmentes wird bei *Limulus* und *Scorpio* zum Genitaloperculum, indem sie hier und dort ihre respiratorische Funktion verliert. Die Extremität des 9. Segmentes, welche bei *Limulus* ein gewöhnliches Kiemenbein ist, liefert bei *Scorpio* den Pecten, welcher wohl ebenfalls wie die Lunge eine Modifikation des Kiemenbeines ist, nur in einer anderen Richtung. — Demnach entsprechen die 4 nächsten Kienbeinpaare von *Limulus* den 4 Lungenpaaren der Skorpione.

2. Die Lungenblätter entstehen als Falten der Extremität.

3. Diese Falten erscheinen genau wie bei *Limulus* auf der Hinterfläche des Beines.

4. Die ersten Falten entstehen außerhalb des Lungensackes, auf der freien Oberfläche der vom Körper abstehenden Extremität, worin sich eine Ähnlichkeit mit den embryonalen Kiemenfalten von *Limulus* kundgibt, wie es nicht besser gewünscht werden kann. Sie liegen näher dem distalen Ende des embryonalen Anhangs und gehen nicht bis zur Basis desselben.

5. Alle Falten entstehen in derselben Reihenfolge wie bei *Limulus*, d. h. die älteren liegen mehr distalwärts, die jüngeren mehr proximalwärts.

6. Die übrigen Falten entstehen im Lungensack, auf seiner Vorderwand, welche aber nichts anderes als die Hinterfläche der Extremität ist.

7. Die Falten, welche außerhalb des Lungensackes und die, welche im Innern des Lungensacks gebildet werden, sind einander vollkommen ähnlich und werden in identischer Weise zu den Lungenblättern. Deshalb müssen wir auch alle Falten, welche im Lungensack gebildet werden, als zur Beinhinterfläche gehörig ansehen.

8. Alle Falten verwandeln sich in die Lungenblätter, es gibt keine solchen, die vorübergehend erschienen und später wieder verschwänden (Purcell, Kautzsch, Ivanič gegen Janeck und Montgomery).

9. Die Falten der Arachnoideen wachsen nicht nach außen, von der Extremität weg, sondern nach innen, ins Beininnere. Dadurch ist ihr Unterschied von den *Limulus*-Kiemen bedingt.

10. Die Lungenextremität mit ihren Respirationsfalten sinkt ins Körperinnere ein und ihr äußeres Epithel bildet das Operculum der Lunge.

11. Diese typische Falten kommen nur an der Extremität des 2. abdominalen Segmentes vor. Andere abdominale Segmente zeigen nichts Entsprechendes. (Das geht auch aus der Arbeit von Janeck und Montgomery hervor.) Diese Falten des 2. abdominalen Beines

sind auch von der Faltung der thorakalen Beine, durch welche hier die beginnende Beingliederung angedeutet wird, grundverschieden (wie es Janeck 1910, p. 648 selbst zugibt).

12. Die Falten haben in bezug auf den ganzen Embryo eine mehr horizontale Lage (ebenso wie die Kiemenblätter von *Limulus*).

13. Die embryonalen Abdominalbeine beim *Scorpio* und *Pholcus* erinnern auch in ihrer äußeren Form die Kiemenbeine von *Limulus*.

Im Zusammenhang mit diesen embryologischen Tatsachen sei nochmals auf die Fig. 2, 3 und Fig. 4, 5 hingewiesen, welche die Ähnlichkeit zwischen den fertigen Organen bei *Limulus* und bei den Arachnoideen zeigen.

6. Andere Ansichten über die Entstehung der Lungen.

Nach alledem, was oben gesagt ist, darf die direkte Ableitung der Lungen aus den Kiemen als die wahrscheinlichste Theorie betrachtet werden.

Es sind aber heutzutage auch etwas abweichende Ansichten darüber aufgetaucht, die die *Limulus*-Theorie gerade in dieser Hinsicht modifizieren wollen. So macht zunächst Kautzsch 1910 (p. 591, 592 Anm.) folgende Bemerkung. „Nach Ansicht mancher Autoren ist *Limulus* erst sekundär zum Wassertier geworden. Denkbar wäre immerhin die Zurückführung von Lunge und Kieme auf eine gemeinschaftliche Grundform, nämlich die gegliederte Extremität. Die Ähnlichkeit der ersten Lungenfalten mit der ersten Anlage der Thorakalextremitätengliederung ist überraschend."

Warum sollen wir aber die Lungen auf die Beingliederung in völlig unbekannter Weise zurückführen, wenn wir sie viel ungezwungener auf die Kiemenblätter zurückführen können in der Art, wie es Kingsley sich vorstellte! Die lamellösen abdominalen Beine der Merostomen, welche, wie der Vergleich der abdominalen Segmente von *Limulus* und *Scorpio* zeigt, genau den Lungenbeinen auch in bezug auf ihre Zugehörigkeit zu den bestimmten Segmenten entsprechen, haben keine solche Gliederung, auf welche die Lungenblätter zurückgeführt werden könnten. Wohl aber zeigen ihre Kiemenblätter die größte Ähnlichkeit sowohl in ihrer ganzen Beschaffenheit, als auch in kleinen Details ihrer Struktur (Zellsäulen), mit den Lungenblättern. Auch ihre Funktion ist hier und dort dieselbe, weil die Form der Blätter, ihr Blutraum, die Beziehungen zum äußeren Medium, Verlauf der Blutgefäße und die Lage der venösen Blutsinuse, die veno-perikardialen Muskeln (Lankester), die doch auch im Dienste der Respiration stehen, bei *Limulus* und die *Scorpio* genau die gleichen sind. Wie kann man sich alle diese Ähnlichkeiten erklären, wenn beide Organe als bloß konvergente Bildungen auf unbekannte Weise aus der Beingliederung entstanden sind?

Man muss nochmals auf den Umstand hinweisen, dass die Lungen in denselben Segmenten entstehen, in denen bei *Limulus* die kiementragenden Beine sich befinden. Das erste Paar von den bleibenden abdominalen Beinen verliert sowohl bei *Scorpio*, als bei *Limulus* seine respiratorische Funktion und tritt in Beziehungen zu den Geschlechtswegen (Genitaloperculum). Das 2. Beinpaar von *Scorpio* wird zum Pecten, welcher dem Kiemenbein und auch der Lunge verwandt sein muss. Warum können wir jetzt nicht annehmen, dass auch die nächsten kiementragenden Beinpaare eines limulusartigen Merostomen dieselbe Funktion wie bei *Limulus* auch weiter (bei seinem Übertritt zum Landleben) beibehalten hätten, indem sie ins Körperinnere einsanken und ihre Kiemenblätter durch kleine Veränderungen zu Lungenblättern wurden?

Es war eigentlich Heymons 1904[1], welcher zuerst die Annahme machte, dass die Lungen kaum direkt aus limulusartigen Kiemen abgeleitet werden könnten. Er führte die rezenten Cheliceraten (Arachnoideen und *Limulus*) auf gemeinsame, an feuchten Orten lebende Vorfahren (Ufertiere) zurück, „bei denen die heutzutage allerdings sehr auffallende Differenzierung der Atmungsorgane nicht so ausgeprägt war". Ihm schloss sich auch Reuter 1909 an (p 66—67). Gegenüber dieser Ansicht muss hervorgehoben werden, dass nach den Funden von Walcott 1911, 1912 auch bei den kambrischen Merostomen, ja wahrscheinlich auch bei den Trilobiten, die Kiemen kaum viel anders als bei *Limulus* gebaut waren und jedenfalls richtige Wasseratmungsorgane waren.

Auch Dahl 1912 spricht den Gedanken aus, dass die Lungen nicht aus den Kiemen entstanden seien, sondern die Lungen, Tracheen und Kiemen, alle samt und sonders, aus einer Art von primitivsten Respirationsorganen abgeleitet werden müssen. Er macht die Annahme, dass die Vorfahren der Arachnoideen Uferbewohner waren und sagt darauf: „Wir können uns dann die Atmungsorgane sehr wohl so primitiv vorstellen, dass sich aus ihnen *Limulus*-Kiemen, Fächertracheen und Röhrentracheen entwickeln konnten. Freilich müssen wir uns darüber klar sein, dass unsere Theorie dann etwas ganz anderes geworden ist als die *Limulus*-Theorie in ihrer ursprünglichen Form." Was sind es aber für Vorfahren, welche noch primitiver sind als die Merostomen, die sich doch in den ältesten Schichten finden und sich unmittelbar an die Trilobiten anschließen? Was sind es für primitive Atmungsorgane, die noch primitiver sind als Merostomenkiemen? Davon sagt Dahl nichts. Offenbar hat auch er die merkwürdige Ähnlichkeit der Kiemen und Lungen, Entstehung des Lungenoperculums aus einem Teil des embryonalen Beines, die Beziehungen der Lungen der Arachnoideen und der Kiemen des *Limulus* zu denselben Segmenten des Körpers und in beiden Gruppen ganz ähnliche Umwandlung eines und desselben

abdominalen Beinpaares in das Genitaloperculum nicht näher berücksichtigt.

Auch hat er die ontogenetischen Tatsachen, welche uns durch Purcell bekannt geworden sind, nicht in Erwägung gezogen und er sagt nicht, warum er die Theorie von Kingsley verwirft und an Stelle derselben seine eigene vorschlägt. Auch sieht man aus seiner Schrift nicht, warum ihm die Ableitung der Tracheen aus den Lungen, wie sie Purcell 1909 und 1910 vertritt, unwahrscheinlich vorkommt.

Und wenn die Tracheen aus den unbekannten primitiven Organen entstanden sind, so müsste man doch angeben, welche Teile des Tracheensystems von ihm daraus abgeleitet werden, denn die medianen Tracheenstämme entstehen ja nach Purcell und Kautzsch aus den Entapophysen, sind also dem lateralen Stamme nicht homolog.

Dahl will die Kiemennatur der Lungen nicht anerkennen, weil ihm die Angaben von Purcell und Kautzsch, wonach die ersten Lungenblätter außerhalb des Lungensackes auftreten, nicht gesichert erscheinen und durch die Arbeiten von Brauer 1895, Montgomery 1909 und Schimkewitsch 1906 nicht unterstützt würden. „Stände diese Tatsache bei allen Spinnen fest, so würde dadurch allerdings die *Limulus*-Theorie recht fest begründet." Schon die genaue Analyse dieser Arbeiten könnte, glaube ich, wahrscheinlich machen, dass diese Tatsache in der Tat feststeht. Jetzt kann aber Dahl die gewünschte Bestätigung noch in der Arbeit von Ivanić finden.

Und nehmen wir selbst an, es würde sich später herausstellen, dass nicht Purcell, Kautzsch und Ivanič, sondern Janeck und Montgomery Recht hätten, würden wir dann gezwungen sein, anstatt der Theorie von Kingsley diejenige von Dahl anzunehmen? Gewiss nicht. Die Lungenblätter entstehen doch unzweifelhaft auf der Hinterfläche der Extremität (Kichinouye, Simmons, Brauer, Laurie, Schimkewitsch, Purcell, Kautzsch, Ivanič), weil die Extremität selbst zum Lungenoperculum wird. Und wenn man keine embryonalen Falten außerhalb des Lungensackes im Gegensatz zu den Behauptungen von Purcell, Kautzsch, Ivanič beobachtete, so würde diese Tatsache offenbar nur so viel beweisen, dass die abdominalen Extremitäten der Arachnoideen ganz rudimentär sind und so von dem Lungensack eingeschlossen werden, dass keine von den Falten von außen mehr sichtbar sein kann.

Ja noch mehr. Selbst wenn die ersten Falten der Abdominalbeine nicht zu den definitiven Lungenblättern würden, wie es Janeck und Montgomery wollen, könnte man wirklich diesen merkwürdigen Falten jede phylogenetische Bedeutung absprechen, trotz ihrer Ähnlichkeit mit Kiemen- und Lungenblättern, trotz ihrer bemerkenswerten Lage auf der Hinterfläche der Extremität, trotz ihrer Zugehörigkeit zu den Beinen und zu den Segmenten, wo auch

bei *Limulus* ähnliche respiratorische Falten sich befinden? Gewiss könnte man alle diese Tatsachen auch in diesem Falle nicht leichten Herzens von der Hand weisen, um andere noch weniger durch Tatsachen begründete Spekulationen aufzustellen.

In diesem Falle würden wahrscheinlich diese provisorischen Falten immerhin so viel bedeuten können, dass die den Kiemenblättern homologe Falten auch bei den Arachnoideen noch als atavistische Erscheinung während der Entwickelung auftreten, dann aber verschwinden, wobei allerdings eine merkwürdige Verschwendung des Materials vorliegen würde. Sie verschwinden, so könnte man weiter denken, weil sie nicht direkt in Lungenblätter sich verwandeln können; das geschieht aber schließlich mit einer anderen, vielleicht weiteren Reihe ganz ähnlicher Falten[38]). Selbst Janeck sagt, dass die kompakte Anlage, aus welcher nach ihm die Lungen sich entwickeln, theoretisch als Faltenbildung aufgefasst werden kann. Alles das würde meiner Ansicht nach doch immer wahrscheinlicher sein als die Annahme, dass die Kiemen, Lungen und Tracheen aus einem primitiven unbekannten Respirationsorgan eines unbekannten Vorfahren herstammen.

Es mag sein, dass die Kiemen des merostomenartigen Vorfahren der Arachnoideen nicht vollkommen so ausgesehen haben, wie die des heutigen *Limulus*; man kann vielleicht auch zugeben, dass sie in gewisser Hinsicht primitiver sein konnten. Doch jedenfalls waren diese Unterschiede nicht groß, weil die Struktur der Lungen mit ihren Lungenblättern, Zellsäulen etc. einer solchen der *Limulus*-Kiemen zu sehr ähnlich ist und weil die Kiemen der kambrischen Merostomen und Trilobiten wohl nicht viel primitiver waren.

Wenn wir annehmen wollten, dass die Kiemen der Arachnoideenahnen viel primitiver wären als diejenigen von *Limulus*, so müssten wir weiter schließen, dass die *Limulus*-Kiemen und die ihnen so ähnlichen Arachnoideenlungen beide aus einer gemeinsamen Anlage in einer streng parallelen Richtung sich entwickelt haben. Dieser auffallende Parallelismus könnte nur durch die nahe Verwandtschaft beider Gruppen bedingt sein. Diese streng parallele Entwickelung wäre aber, ungeachtet der nahen Verwandtschaft beider Gruppen, doch zu auffallend, weil die Lungen und Kiemen in so verschiedenen Medien funktionieren. Aus diesem Grunde wäre eher die Annahme wahrscheinlicher, dass die Lungen direkt aus den limulusartigen Kiemen sich entwickelt haben. Und man kann sich nur darüber wundern, wie diese Kiemenstruktur in den Lungen bis auf heute so vollkommen sich erhalten konnte.

---

38) In der Entwickelung der Crustaceen kommt es vor, dass Extremitäten, welche auf jüngeren Entwickelungsstadien bereits angelegt sind, auf späteren verschwinden, um noch später wieder zu erscheinen und definitive Gestalt anzunehmen.

Und wenn die Lungen nicht aus den Kiemen und die Arachnoideen selbst nicht aus den Merostomen entstanden sind, welche andere Erklärung ihrer Lungenentstehung können wir als Ersatz in der Literatur finden?

Sehr viele Forscher nahmen an, dass diese Organe nichts anderes als Büschel der plattgedrückten Tracheen wären. Zuerst wurde diese Ansicht besonders von Leuckart ausgearbeitet (1848, Anmerkung zur Seite 119, und 1849, p. 246—254) und von vielen anderen Zoologen (Leydig 1857, O. Schmidt 1876, Bertkau 1872, Lang 1889) angenommen, ganz neuerdings noch durch Janecki 1909, Schtschelkanowzew 1910, Haller 1911 vertreten.

Doch diese Annahme wird durch die Entwickelung der Lungen, wie sie uns durch die Arbeiten von Purcell, Kautzsch, Ivanič, Wallstabe (und man kann wohl sagen auch durch die Arbeiten von Janeck und Montgomery) bekannt ist, keineswegs unterstützt. Man hat den Lungensack als gemeinsamen Tracheenstamm betrachtet, von welchem die plattgedrückten Tracheen (innere Lufträume) fächerartig entspringen. Aber die ersten inneren Luftkammern entstehen außerhalb des Lungensackes und deshalb kann man den letzteren nicht als einen gemeinsamen Tracheenstamm auffassen (Purcell 1909). Die Lungenblätter entstehen als Falten auf der Hinterfläche der abdominalen Extremität. So entstehen die *Limulus*-Kiemen, aber derartig angebrachte Tracheenbüschel sind bis jetzt unter den Arthropoden nicht beobachtet worden.

Übrigens, wenn wir die Entstehung der inneren Luftkammern auf die unmittelbare Wirkung der atmosphärischen Luft zurückführen würden und wenn wir auch die Entstehung der Tracheen durch dieselbe Ursache erklären wollten, so bekäme die Streitfrage, ob die Lunge eine Trachee sei, eine ganz andere Beleuchtung.

Wenn die inneren Luftkammern durch plötzliche Veränderung der Teilungsrichtung der Zellen, welche die Kiemenblätter der Arachnoideenvorfahren zusammensetzten, unter der unmittelbaren Wirkung der atmosphärischen Luft beim Übertritt zum Landleben entstanden sind, so waren eigentlich diese neu entstandenen inneren Luftkammern durch ihre Funktion den Tracheen ähnlich; man hätte sie daher auch Tracheen nennen können[39]). Doch da sie durch Umwandlung der Kiemenblätter entstehen, müssen wir sie in erster Linie mit den Kiemen homologisieren.

Die Tracheen sind wahrscheinlich ebenfalls unter dem unmittelbaren Einfluss der atmosphärischen Luft entstanden. Darauf deutet der Umstand, dass sie aus so verschiedenen Anlagen entstehen konnten. Nach der Arbeit von Purcell 1909 und 1910 sind nicht nur die Tracheen der verschiedenen Tracheaten auf verschiedene Anlagen zurückzuführen, sondern diese Respirationsorgane sind auch innerhalb der Arachnoideenklasse verschiedenen Ursprungs; ja noch mehr die Tracheen eines und desselben spinnenartigen Tieres sind verschiedenen Ursprungs, mögen sie im Cephalothorax und Abdomen oder nur in zwei aufeinanderfolgenden abdominalen Segmenten (*Caponiidae*) liegen. Das gilt sogar für den einen und den anderen Teil des Tracheenstammes in ein und demselben Segment (die meisten Dipneumones). Offenbar ent-

39) Bei den Landasseln sind unter ganz ähnlichen Verhältnissen auch in der Tat tracheenartige Röhrchen entstanden.

stehen die Tracheen mit Leichtigkeit überall da, wo nur das Gewebe in entsprechender Weise auf die Wirkung der atmosphärischen Luft reagiert.

Mit den Lungen ist es anders, die können nur auf einer besonders vorgebildeten Grundlage entstehen. Mit anderen Worten, wenn wir mehr physiologisch reden wollen, kann die Tracheenart, welche wir Lunge nennen, einzig auf der Grundlage der Kiemenbeine ihre Entstehung nehmen. Sie kommen deshalb nur bei den Arachnoideen vor, und da sie auf solcher Grundlage entstanden sind, so ahmen sie auch die Struktur der Kiemenbeine vollkommen nach; resp. für die Entstehung solcher Tracheen mussten die Kiemenbeine nur sehr wenig umgeändert werden.

Ein anderer Unterschied zwischen Lungen und Tracheen wäre der, dass die Tracheen in der Phylogenese der Arachnoideen als spätere Bildungen erscheinen. Diejenigen Formen, welche offenbar zunächst aus den Merostomen entstanden sind und welche die primitive Organisation bis zu unseren Tagen behalten haben, haben noch keine Tracheen. Und der Grund hierfür ist wohl der, dass die Gewebe dieser älteren Formen noch nicht so auf die Wirkung der Luft reagierten, dass aus dieser Reaktion hätten echte Tracheen entstehen können (Skorpione, Pedipalpen, Tetrapneumonen). Erst bei den abgeleiteten, jüngeren Formen, die zugleich vielleicht zu größeren Umwandlungen fähig waren, haben die Zellen auch auf den anderen Körperstellen durch Umwandlungen in verschiedenen Generationen, durch andauernde Wirkung der Luft in einer sukzessiven Reihe von Generationen Eigenschaften angenommen, dank welcher sie bei ihrer Reaktion auf die Luftwirkung zu Tracheen auswuchsen. Schließlich waren in diesen späteren Generationen auch die Zellen, welche bei ihnen die Anlage der Lungen bildeten, in derselben Weise modifiziert, so dass auch die Lungenanlagen endlich in echte Tracheen sich umwandeln konnten, wenn sonst die Verhältnisse günstig waren. Das geschah entweder nur in einem Segment (die meisten Dipneumones) oder auch in den beiden (*Caponiidae*). Für diesen letzten Unterschied war wahrscheinlich die Lage der Lunge, ihre Beziehungen zu den anderen Organsystemen, z. B. zum Blutgefäßsystem, ausschlaggebend.

Eine andere Meinung hat Lamy 1902 ausgesprochen. Nach ihm sind weder die Tracheen noch die Lungen als primitive Organe anzusehen, weder haben die Tracheen den Lungen den Ursprung gegeben, noch umgekehrt. Beide Arten von Atmungsorganen konnten unabhängig voneinander und gleichzeitig als divergente Bildungen aus einer anfangs existierenden Einsenkung entstanden sein. In einem Falle hat diese Einsenkung durch das Hervorbringen von plattgedrückten Säcken den Lungen den Ursprung gegeben, im anderen Falle sind durch das Hervorbringen der röhrenförmigen Auswüchse Tracheen zustande gekommen. Doch diese Annahme von Lamy wird durch die Lungenentwickelung widerlegt, denn die ersten inneren Luftkammern entstehen, wie es Purcell (1895, 1909), Kautzsch 1910 und Ivanič 1912 zeigen, außerhalb des Lungensackes, und deshalb können wir die Einsenkung nicht als etwas Primäres ansehen (Purcell 1909). Und die ganze Entwickelung, die Verwandlung der Extremität in das Operculum zeigt deutlich, dass die Vorderwand des Lungensackes nichts anderes ist als die Hinterfläche dieser Extremität. Übrigens vertrat Lamy diese Ansicht und wies diejenige von Purcell zunächst nur deshalb zurück, weil ihm die Angaben des letzteren (1895) über die Entstehung der ersten Luftkammern als nicht gesichert erschienen. Seitdem haben

aber diese Angaben doch ihre volle Bestätigung erfahren, wie wir früher gesehen.

Eine dritte Meinung ist die von Jaworowsky 1894. Nach diesem Forscher wird ontogenetisch in dem Lungensegment zuerst eine Trachee angelegt. Später geht aber der größte Teil derselben zugrunde, es bleibt nur der Anfangsteil und in diesem Tracheenstummel legt sich die vordere Wand in Falten, wodurch die Lunge zustande kommen soll. Keiner von den späteren Forschern hat jedoch eine derartige Entwickelung der Lungen bestätigt, zu keiner Zeit existiert im Lungensegment eine solche embryonale, später sich rückbildende Trachee, auf deren Kosten und in derem Überbleibsel die Lunge sich entwickeln könnte.

Kautzsch (p. 584) gibt auch eine Erklärung dafür, wie Jaworowsky zu seinem Irrtum kam: mit dem Lungensack stößt unmittelbar die Entapophyse zusammen und eben diese beiden angrenzenden Organe hält Jaworowsky für eine einheitliche Bildung, für die vermeintliche embryonale Trachee (wie es auch Ivanič und noch früher Lamy und Carpenter 1904 vermutet haben). Dass es in der Tat so ist, beweist nach Kautzsch die auffallende Bemerkung von Jaworowsky, dass seine Trachee von ihrem Vorraume durch ein Diaphragma abgegrenzt sei.

Noch eine andere Meinung hat Kennel 1891 ausgesprochen. Derselbe leitet alle Tracheaten von „Peripatiformes“ ab und unterscheidet unter den Tracheen drei Entwickelungsstufen: primäre Tracheen des *Peripatus*, sekundäre Tracheen der Arachnoideen und der *Julidae* (Vorhof, von welchem die unverzweigten, spirallosen Röhrchen abgehen) und tertiäre Tracheen der Insekten und einiger Arachnoideen. Diese letzteren sind aus den sekundären dadurch entstanden, dass der Vorhof sich spaltete und sich in Zipfel auszog; diese Zipfel sind eben tertiäre Tracheen, welche an ihrem Ende noch die unverzweigten sekundären Tracheen tragen.

Aus den sekundären Tracheen mit ihrem Vorhof sind in einer anderen Richtung die Lungen der Spinnen entstanden und zwar dadurch, dass sich hier der Vorhof nicht in spitze Höcker und Zipfel teilte, sondern in parallele Falten legte, von welchen jede wie zuvor zunächst noch sekundäre Tracheen trug. Später sind die letzteren verschwunden und so sind die „Tracheenlungen“ entstanden.

Auch hier kann man zum mindesten sagen, dass solche Ansichten in vollem Widerspruch mit der Embryogenese der Arachnoideen stehen.

Nach Bernard (1892—1894) sollen die Lungen der Arachnoideen, ebenso wie ihre Tracheen, ihre Coxaldrüsen, Giftdrüsen der Cheliceren, Spinndrüsen, Drüsen im Basalgliede der 2. Extremität, weiter aber auch die Tracheen der übrigen Arthropoden,

„Coxaldrüsen“ der Myriapoden und des *Peripatus*, Speicheldrüsen der Insekten u. s. w., samt und sonders aus den Borstensäcken der Anneliden entstehen, — eine Theorie, welche hier wohl undiskutiert bleiben darf.

Sinclair (1892) leitet die Lungen aus den Tracheen ab und sieht in den Tracheen von *Scutigera* eine Zwischenstufe der Evolution der Tracheen in die Lungen (wie es auch Haase 1885, teste Lamy 1902, p. 237 diese abweichenden Respirationsorgane der *Scutigera* als Bindeglied zwischen den Röhrentracheen der Arachnoideen und ihren Lungen betrachtet hat).

Wheeler 1900 und Rucker 1901 wollten in den 3 Paaren von Abdominalsäcken von *Koenenia*, welche durch Blutdruck ausstülpbar sind, die Vorläufer der Lungen und Tracheen der Arachnoideen erblicken. Bereits Hansen 1901, und weiter Börner 1904 wiesen diese Auffassung als unbegründet zurück. Der letztere entdeckte (1904) solche Ventralsäcke bei den Tarantuliden in demselben Segment, in welchem auch das 2. Paar von Lungen sich befindet. „Diese Tatsache spricht somit entschieden gegen die von Wheeler eingeleitete und von Miss Rucker noch etwas weiter ausgeführte Ansicht. Die Ventralsäcke der Pedipalpen, wie ja auch jene der verschiedenen Ateloceraten, sind keine ursprüngliche Bildungen, sondern neuerworbene Organe, die bei den ersteren keinesfalls mit primären Respirationsorganen in Beziehung zu bringen sind“ (p. 106, 107).

Börner (p. 109) möchte sie vergleichend-morphologisch als Coxalorgane auffassen. Er ist auch mit der Ansicht von Grassi und Rucker nicht einverstanden, wonach *Koenenia* als die primitivste aller Arachnoideen aufzufassen wäre. Der Mangel an Malpighi'schen Gefäßen und Respirationsorganen deutet nach ihm darauf hin, dass *Koenenia* „ein relativ junger Pedipalpen-Typus“ ist, welcher „erst auf dem Wege eigenartiger Rückbildung, die vielleicht in manchen Einzelheiten zu der Wiedererwerbung phylogenetisch alter Stadien geführt hat, seine heutige Gestalt erlangt hat“ (p. 92).

IV. Entwickelung der Tracheen und die Frage von ihrer Phylogenese.

Nach dem Gesagten kann man kaum zweifeln, dass die Ansicht, wonach die Lungen durch Umwandlung der Kiemen entstanden sind, die größte Wahrscheinlichkeit für sich hat.

1. Bedeutung dieser Frage für die *Limulus*-Theorie.

Die Ursache, warum viele Forscher die Lungen aus den Kiemen und überhaupt die Arachnoideen aus den Merostomen abzuleiten sich weigerten, lag, wie Kingsley hervorhebt, nicht in der Schwierig-

keit, sich die Umwandlung der Kiemen in die Lungen vorzustellen, sondern in den Konsequenzen, welche bei dieser Annahme in bezug auf die Tracheen gezogen werden mussten. Wenn die Arachnoideen nicht mit den Merostomen, sondern mit anderen Tracheaten als Verwandte angesehen wurden, so war mit dieser Ansicht die Erklärung für das Vorhandensein der Tracheen bei den Arachnoideen bereits gegeben. Die Tracheen sind eben bei allen diesen Formen von einem gemeinsamen Ahnen ererbt; dass eine solche primitive Ausgangsform schon Tracheen besessen haben könnte, beweist *Peripatus*, welcher auch von vielen Forschern einen solchen gemeinsamen Ahnen als sehr nahestehend angesehen wurde. Mit der Annahme der *Limulus*-Theorie änderte sich dies alles. Da man die übrigen Tracheaten nicht aus den Merostomen, weder direkt noch vermittels der Arachnoideen, ableiten konnte, so müsste man annehmen, dass die Arachnoideen mit den anderen Tracheaten nicht näher verwandt sind und dass ihre Tracheen ganz unabhängig von solchen der Insekten und Myriopoden entstanden sind. Eben zu einer solchen polyphyletischen Entstehung der Tracheaten und ihrer Tracheen konnte man sich nicht entschließen.

Wenn die Arachnoideen aus den Merostomen und ihre Lungen aus den Merostomenkiemen entstanden sind und die Tracheen offenbar nicht wie die Lungen direkt aus den Kiemen entstehen konnten, so bleiben für die Tracheen bei der Annahme der *Limulus*-Theorie zwei Möglichkeiten in bezug auf ihre Herleitung: Entweder sind sie von den Lungen ganz unabhängig aus besonderen Anlagen entstanden oder sie sind aus den Lungen selbst abzuleiten. Wir werden weiter unten sehen, dass die ontogenetische Erforschung der Tracheenentwickelung die merkwürdige Tatsache zutage gefördert hat, dass beide Möglichkeiten für ein und dasselbe Tracheepaar bei einem und demselben Tier anzunehmen sind. Doch bevor die Entwickelung der Tracheen näher bekannt war, schien man in der Tat vor diesen beiden Alternativen zu stehen. Die erste, wonach die Lungen und Tracheen nichts Gemeinsames haben würden, schien gänzlich unannehmbar (Leuckart 1848, 1849), weil die Tracheen und Lungen bei den Spinnen (Dipneumones) offenbar stellvertretend vorkommen und weil die histologische Struktur der Tracheen sehr oft an diejenige der Lungen erinnert. Und so war man gezwungen, bei der Annahme der *Limulus*-Theorie zu der zweiten Alternative zu greifen und die Tracheen aus den Lungen abzuleiten.

Dann würden aber, wie gesagt, die Tracheen der Arachnoideen mit den Tracheen der übrigen luftatmenden Arthropoden (Onychophoren, Insekten, Myriapoden), welche man nicht in der gleichen Weise auf eine Lunge zurückführen kann, nichts Gemeinsames haben. Trotzdem die Tracheen der Arachnoideen und diejenigen

der Insekten so ähnlich sind, muss man sie hier und dort als konvergente Bildungen betrachten und kann sie nicht von einem gemeinsamen, schon mit Tracheen versehenen Tracheatenahnen ableiten. Und das schien eben wenig plausibel zu sein, die Tracheen schienen nicht nur überall homologe Bildungen, sondern auch ein recht altes Merkmal der luftatmenden Arthropoden darzustellen.

Heutzutage denken aber die meisten Zoologen nicht mehr daran, alle luftatmenden Arthropoden aus dem *Peripatus* abzuleiten, ja sie bezweifeln überhaupt — und zwar aus verschiedenen Gründen — die monophyletische Abstammung der Gliederfüßler.

Und neueste Forschungen zeigen, dass die neuerkannten Tatsachen aus der Entwickelung der Tracheen die Annahme ihrer polyphyletischen Abstammung recht wahrscheinlich machen.

Dass es in der Tat so ist, dürfte die folgende kurzgefasste Wiedergabe der Arbeiten von Purcell 1909 und 1910 zeigen.

2. Ontogenetische Entwickelung der Tracheen nach Purcell 1909 und 1910.

Die Trachee entwickelt sich bei den Spinnen in dem 9. postoralen oder dem 3. abdominalen Segment. Die embryonale Extre-

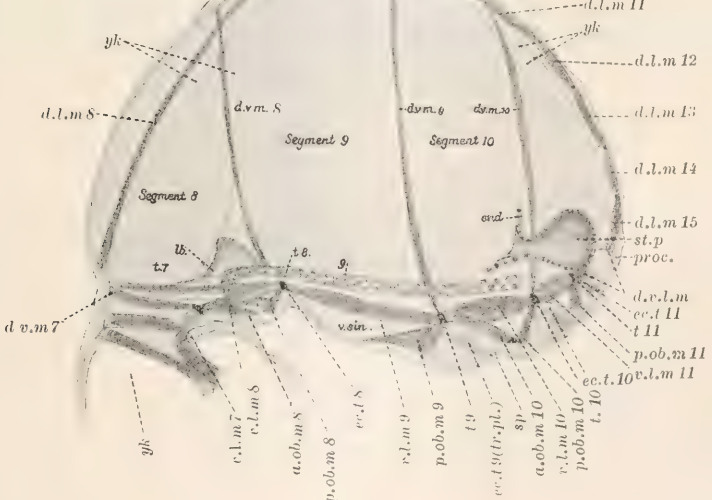


Fig. 28.

mität dieses Segments unterscheidet sich keineswegs von einer solchen des 8. (Lungen-)Segments. Auch hier befindet sich hinter dem Anhang eine transversale Vertiefung („post appendicular, intersegmental infolding“ Fig. 6, *gr* hinter den Buchstaben *ab.opp 2*).

In jedem abdominalen Segment bildet sich aus dem Cölomabschnitt ein longitudinales Muskelsegment, so wie es oben beschrieben ist; da, wo dieses mit der Körperwand in Berührung kommt, nimmt die Ektodermfläche eine besondere Struktur an (*ect 8*, *ec.t 9*, Fig. 28), aus dem Mesoderm (Schimkewitsch) bilden sich „Entochondrites“ (*t8* u. *t9*, Fig. 28), mittels welcher der Muskel an diese „ectodermal area“, oder ektodermale Muskelanheftungsstelle, sich ansetzt. Diese „ectodermal area“ liegt in jedem Segment im Bereiche des medialen Teiles der oben erwähnten postappendikulären Transversal-

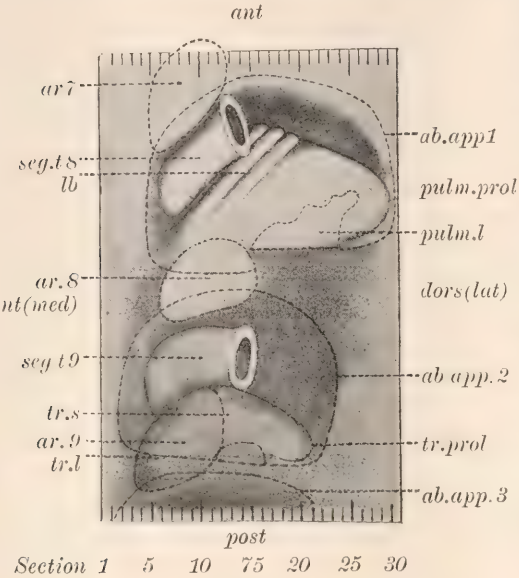


Fig. 29.

grube (*ent*, Fig. 9, *ar 8*, *ar 9*, Fig. 29). Sie sind in allen Segmenten serial homolog (Fig. 29); in allen Segmenten vertiefen sie sich im

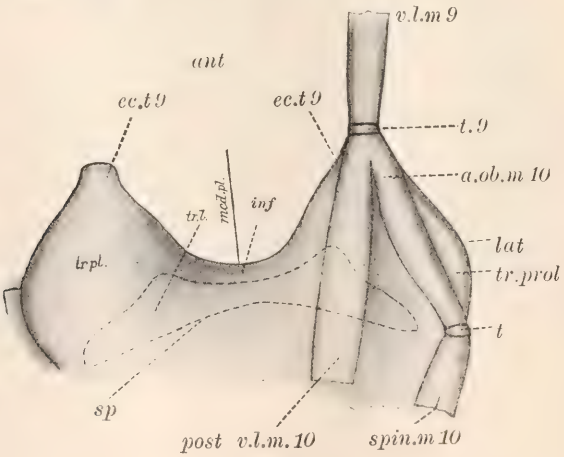


Fig. 30.

Laufe der weiteren Entwickelung zu hohlen, ins Körperinnere hineinragenden, mit Chitin ausgekleideten Einstülpungen; auf diese Weise werden sie zu den Entapophysen („apodemes“, ectodermal tendons“),

an deren distalem Ende die longitudinalen Muskeln mittels der Entochondrites sich ansetzen (*ec 8—11*, Fig. 28).

In dem 3. Abdominalsegment verlängert sich aber diese Entapophyse ganz besonders stark (*ec.t 9* [*tr.pl*], Fig. 28), (*ec.t 9* [*m.tr*], Fig. 30, 31) und wird auf diese Weise zum medianen Stamm der Trachee, ohne dabei ihre ursprüngliche Funktion zu verlieren, d. h. sie dient auch weiter als Ansatzstelle für den longitudinalen Muskel (*v.l.m 9*, *v.l 10*, Fig. 30, 31). In dem Lungensegment existiert die entsprechende Entapophyse wie in allen übrigen Segmenten, aber hier bleibt sie als Entapophyse unverändert fortbestehen (Fig. 5, *ec.t 8*).

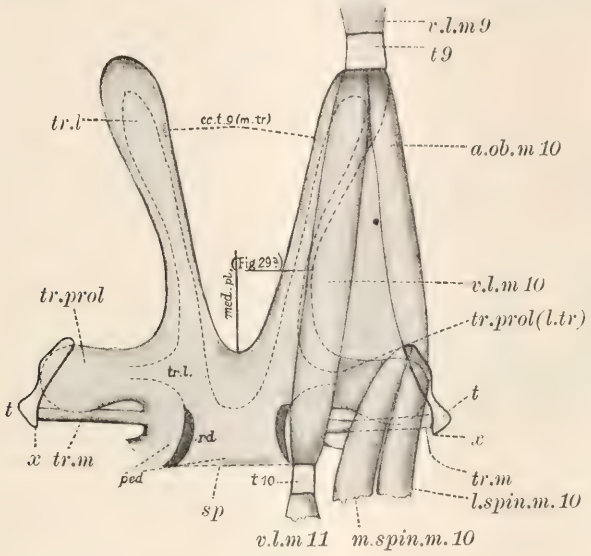


Fig. 31.

Außer diesen ektodermalen Muskelansatzstellen, welche allen Segmenten eigen sind (Fig. 28), existierten in dem Tracheensegment, ganz in der gleichen Weise wie im Lungensegment, noch eine laterale Vertiefung der postappendikularen Transversalgrube; das ist der Trachealsack (Fig. 29 *tr.s*, *tr.prol*, *tr.l*), ein Homologon des Lungensackes, welcher auch hier von der Entapophyse scharf getrennt ist und eine vollkommen selbständige Bildung darstellt. (Vergleiche auf Fig. 29 *ar 8* und *pulm.prol* im Lungensegment, *ar 9* und *tr.prol* im Trachealsegment). Solche Bildungen kommen also nur diesen zwei Segmenten zu. Aus dem Lungensack des Lungensegments geht, wie wir es gesehen haben, der größte Teil der Lunge, aus dem ihm homologen Trachealsack des nächstfolgenden Segments geht aber der laterale Stamm der Trachee (Fig. 31 *tr.prol*) hervor. Auf diese Weise wird jede Trachee des 9. Segmentes aus zwei verschiedenen und voneinander unabhängigen Teilen zusammengesetzt. Nur

der laterale Tracheenstamm entspricht also der Lunge des vorhergehenden Körpersegments; der mediale Stamm dagegen entsteht aus der „ectodermal area", welche als etwas von dem Lungen- und Trachealsack ganz Unabhängiges erscheint, welche in allen Segmenten serial homolog ist, welche auch in den Segmenten existiert, in denen keine Lungen-, resp. Trachealsäcke zur Ausbildung kommen und welche schließlich überall als Anheftungsstelle der Muskeln dient.

Schon vom Beginn der Entwickelung an ist ein Unterschied zwischen dem 8. und 9. Körpersegment merklich: im Lungensegment ist der Lungensack ganz besonders stark entwickelt, die Entapophyse dagegen sehr schwach, im Tracheensegment ist es gerade umgekehrt (Fig. 29; vgl. auch Fig. 5 und Fig. 31).

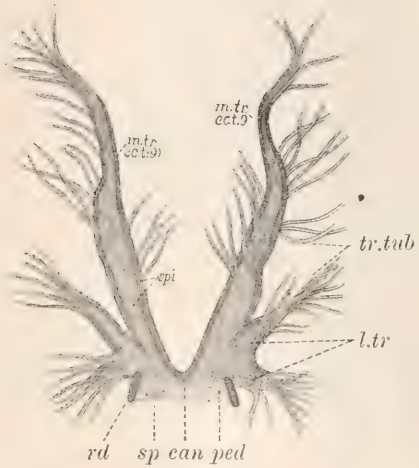


Fig. 32.

Die weitere Entwickelung im Tracheensegment geht in der Weise vor sich, dass die Entapophyse noch weiter sich verlängert und jetzt eine lange Röhre darstellt, in deren Hohlraum die Kutikula miteinander anastomisierende Fortsätze bildet, wie es für die Tracheen typisch ist. An der Spitze dieser blinden Röhre bleiben die Muskelenden wie zuvor mittels Entochondrites angeheftet (Fig. 31), ganz ebenso wie an den anderen nicht metamorphosierten Entapophysen.

Auch der Trachealsack zieht sich in die Länge aus, aber nicht nach vorn, wie die Entapophyse, sondern lateralwärts (Fig. 31) und wird zum lateralen Tracheenstamm. Schließlich entstehen sowohl hier, wie auf dem medianen Stamm die Trachealröhrchen und damit ist die Entwickelung des ganzen Atmungsorganes vollendet (Fig. 32).

3. Vergleichend-anatomische Beweise von Purcell.

Bei *Atlus* (Fig. 32) wird der laterale Stamm schließlich zu einem kleinen Anhängsel des medianen, so dass die Selbständigkeit beider Teile verwischt wird; doch die ganze Entwickelung deutet auf die Selbständigkeit hin. Die Lage der Anlagen, aus welchen diese beiden Teile entstehen (Fig. 29) erlauben nicht, in dem lateralen Stamme nur einen Zweig des medianen Stammes zu sehen. Diese Folgerung wird noch mehr durch die vergleichend-anatomische Übersicht bestätigt. In der Familie der *Argiopodae* mündet bei einigen Arten der laterale Stamm auch bei den erwachsenen in eine inter-

tracheale Verbindungsfalte, vom medianen Stamm getrennt, so dass der mediale Stamm mit dem lateralen gerade ebenso durch einen Kanal in Verbindung gesetzt wird, wie in dem Lungensegment die Entapophyse mit dem Lungensack (vgl. Fig. 5 u. 33). Die Querfalte und der durch dieselbe gebildete Kommunikationskanal sind in beiden Segmenten ganz gleich gebaut (vgl. *can* Fig. 34 u. Fig. 35). Der letztere hat hier wie dort dieselbe mit komplizierten Fortsätzen versehene Chitinauskleidung. Dieses Tracheensystem zeigt besonders deutlich, dass die medianen Tracheenstämme nichts anderes sind, als die verlängerten Entapophysen und die lateralen Stämme nichts anderes als Lungnsäcke. Bei diesen Spinnen und noch bei anderen haben die Tracheen zudem keine sekundären Tracheenröhrchen und stellen nur unverzweigte röhrenartige Tracheenstämme dar, wodurch die Ähnlichkeit der medianen Stämme mit den Entapophysen noch deutlicher wird.

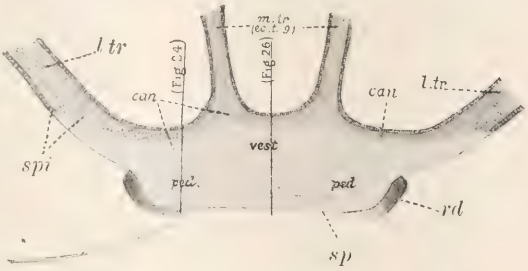


Fig. 33.

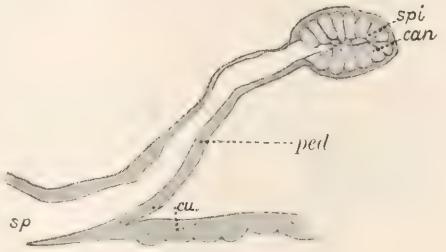


Fig. 34.

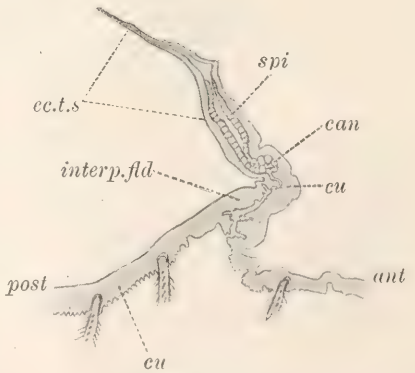


Fig. 35.

Ganz besonders groß ist aber diese Ähnlichkeit in den Familien der *Sicariidae*, *Palpimanidae* und *Filistatidae*, wo der mediane Stamm respiratorisch gar nicht tätig sein dürfte und lediglich zur Insertion der Muskeln dient. Seine Chitinauskleidung ist auch dementsprechend glatt, ohne Stacheln (Fig. 36 *cct* 9). Und bei *Filistata* ist das ganze Tracheensystem der Lunge und der Entapophyse des vorhergehenden Segmentes noch deshalb besonders ähnlich, weil der laterale Stamm hier kurz und sackartig ist und der Lunge vollkommen ähneln würde, wenn man von ihrer Vorkammer alle Lungenblätter entfernen würde (vgl. Fig. 5 u. 36).

Bei einigen Formen dieser Familie (z. B. *Scitodes*) verschmelzen die beiden medianen Stämme miteinander. Es ist interessant, dass dasselbe auch mit der Entapophyse des Lungensegmentes bei *Lycosa Darlingi* vorkommt.

Fig. 36.

Schließlich bei einigen Dysderiden (*Segestria*) finden wir gar keine medianen Stämme im Tracheensystem, weil hier die Entapophyse ganz unverändert geblieben (Fig. 37) ist; sie ist hier nicht einmal verlängert und erscheint wie im Lungensegment als eine kleine Ektodermeinsenkung, an welche von innen her die Muskeln sich ansetzen. Bei dieser Form bleiben auch die beiden Stigmen des Tracheensegmentes voneinander getrennt im Gegensatz zu den meisten anderen Spinnen, wo sie zu einer einzigen Stigmenöffnung verschmelzen.

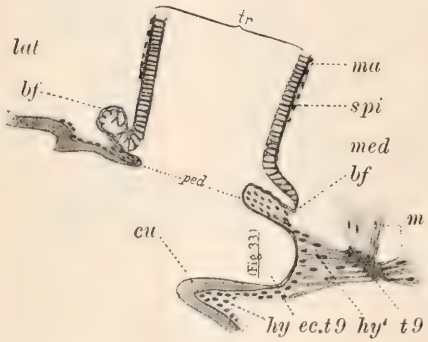


Fig. 37.

Diese getrennten Stigmen haben ganz dieselbe Lage wie die Stigmen des 2. Lungenpaares der tetrapneumonen Spinnen, und das ganze Tracheensystem der *Segestria* erscheint demnach als Äquivalent der Lunge und entspricht also nur dem lateralen Stamme im Tracheensystem anderer Spinnen. Die Entapophyse, welche dem medianen Stamm hervorbringen könnte, bleibt hier als solche unverändert in ihrer typischen Lage, d. h. zur medianen Seite des lateralen Stammes bestehen.

4. Wie und warum die Entapophyse zur Trachee werden konnte.

Purcell gibt uns auch eine Andeutung dafür, welche Ursache es bewirkt haben mag, dass die Entapophyse zur Trachee sich umwandelte. Man muss bedenken, dass die drei letzten Abdominalanhänge der Dipneumones während der Entwickelung typischerweise nach hinten wandern. Dabei verlängert sich das 9. Segment sehr stark in der Längsrichtung des Körpers (Fig. 28, Strecke von *ec.t 8* bis *ec t 9*), und das mag eben die Ursache sein, warum gerade die Entapophyse dieses Segmentes sich so in die Länge gestreckt hat: das Spiraculum wird bei dieser Streckung des Segmentes

weit nach hinten gebracht; um diese Rückverlagerung zu kompensieren, verlängert sich die Entapophyse nach vorne[40]).

Eine solche röhrenartig verlängerte Entapophyse liegt aber bei den Araneen im Blutsinus und da sie hohl und dünnwandig ist, so sind damit recht günstige Bedingungen für den Gasaustausch und damit auch zur Umwandlung der Entapophyse in eine richtige Trachee gegeben.

Purcell meint, dass durch einen solchen Funktionswechsel die Entstehung der Tracheen am besten zu verstehen ist. Denn wenn wir die Trachee nicht aus einem, zu bestimmten Zwecken bereits früher entstandenen Organ ableiten können, so ist ihre Entstehungsweise überhaupt sehr schwer zu begreifen, weil eine Trachee dem Organismus nur dann nützlich sein kann, wenn sie schon eine beträchtliche Länge erreicht hat; bevor sie aber die funktionsgemäße Größe erreicht hat, kann man kaum eine zutreffende Erklärung für ihre Entstehung und ihr weiteres Wachstum bis zu diesem Punkte finden.

Die ventralen Längsmuskeln sind sicher als sehr primitive Bestandteile des Spinnenkörpers zu betrachten. Somit sind auch die Entapophysen, welche als Ansatzstellen dieser Muskeln dienen, als ebenso primitiv aufzufassen. Dementsprechend muss die Umwandlung der Entapophyse als eine sekundäre Erscheinung betrachtet werden. Wir haben also keinen Grund zur Annahme, dass umgekehrt die Entapophysen aus den Tracheen abzuleiten sind.

Offenbar sind die medianen Stämme von größerer Leistungsfähigkeit als die lateralen; denn man trifft oft bei den Spinnen, dass die ersteren sehr stark entwickelt sind, wogegen die lateralen mehr rudimentär erscheinen (*Attus*) und manchmal ganz fehlen können (*Argyroneta*). Dieser Umstand mag darin seinen Grund haben, dass die medianen Stämme unmittelbar in dem großen venösen Sinus liegen (Purcell).

5. Wie und bei welchen Spinnen die Lunge in den lateralen Tracheenstamm sich umgewandelt hat.

Soweit war die Rede über die ontogenetische und phylogenetische Entstehung der medianen Tracheenstämme. In der Arbeit von 1909 und noch mehr in der Arbeit von 1910 sucht Purcell

40) Man kann diese Erklärung Purcell's, die mehr andeutungsweise gefasst ist, wohl in folgender Weise präzisieren: Die Länge des 9. Segmentes nimmt zu und dadurch werden das Spiraculum und die Entapophyse weit nach hinten verlagert. Die Längsmuskelsegmente aber (Fig. *c l. m 9*) streben danach, ihre frühere Länge zu behalten; damit das jedoch möglich ist, muss eben die Entapophyse entsprechend sich verlängern; nur dann werden die Ansatzstellen der Muskelsegmente annähernd dieselbe Lage und die Muskelsegmente annähernd dieselbe Länge behalten. Und diese Verlagerung der Beine und des Spiraculums nach hinten und die Verlängerung des Segmentes sind vielleicht durch Umrollungsprozesse hervorgerufen worden, wie es oben angedeutet war.

auch den Weg zu ermitteln, auf welchem nun der laterale Stamm aus der Lunge phylogenetisch entstehen konnte.

Da ist zunächst wieder die Frage zu diskutieren, ob derselbe in der Tat aus der Lunge oder eher umgekehrt, die letztere aus der Trachee entstanden ist, und zwar wäre es besser, wenn wir diese Frage unabhängig von der *Limulus*-Theorie zu entscheiden suchten. In dieser Hinsicht ist der Umstand sehr wichtig, dass die primitivsten Arachnoideen, die Skorpione und die ebenfalls reich gegliederten und in sonstiger Hinsicht recht primitiven Pedipalpen nur Lungen und keine Tracheen haben. Und ebenso gilt das unter den *Araneae* für die Tetropneumones, welche in aller Hinsicht, und unabhängig von der Frage über die phyletische Abstammung der Lungen und Tracheen, schon längst als die primitiveren angesehen wurden. Auch die merkwürdige, recht archaische Form wie *Liphistius*, welche noch ein gegliedertes Abdomen, recht ursprüngliche Lage der Spinnwarzen und manches andere primitive Merkmal aufweist, atmet ebenfalls nur durch die Lungen. Aus dem allem ist zu schließen, dass auch die Lungen selbst phyletisch älter sind als die Tracheen, und demnach die letzteren aus den Lungen entstanden sind und nicht umgekehrt. Denn sonst wäre es unbegreiflich, warum gerade die ältesten Arachnoideen keine Tracheen besitzen.

Wenn man — meint Purcell — die Lungen unter allen Umständen, trotz ihrer Ähnlichkeit mit Kiemen in Bau und Entwickelung, aus den Tracheen ableiten wolle, so könne man sie doch offenbar nicht auf die jetzt bei den Spinnen existierenden Tracheen zurückführen, da die Ontogenie der Lungen es nicht zulässt. Man könnte es sich höchstens in der Weise vorstellen, dass die Vorfahren der Arachnoideen an der Hinterfläche der Abdominalbeine eine Reihe von Tracheen besaßen, und dass dann solche Beine ins Körperinnere sanken und diese Reihe der Tracheen zu Lungenblättern wurde. Da aber derartig angeordnete Tracheen unter den Arachnoideen nicht bekannt sind, so ist diese Möglichkeit wenig wahrscheinlich. Es bleibt eben nichts übrig, als die Lungen aus den Kiemen entstanden zu denken und erst aus diesen Lungen die Tracheen abzuleiten.

Wenn der laterale Tracheenstamm aus der Lunge entstand, wie ist dies im einzelnen zu denken?

Nach Purcell sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden, und beide sind bei den Spinnen verwirklicht worden. Zunächst können wir denken, dass die Lunge als ganzes in den lateralen Tracheenstamm sich umwandelt: die Lungenhöhle wird dabei zum Tracheenstamm, die inneren Luftkammern erscheinen an ihm jetzt als sekundäre Tracheenröhrchen, indem sie nicht mehr lamellenartig bleiben, sondern eine mehr oder weniger röhrenartige Form an-

nehmen, resp. sich vorher der Länge nach teilen. Auch die Zellsäulen der Lungenblätter müssen dabei verschwinden. Diese Art der Umwandlung soll nach Purcell in den Familien der *Dysderidae*, *Caponiidae* und *Oonopidae* stattgefunden haben.

Bei diesen Spinnen muss das ganze Tracheensystem aus der Lunge abgeleitet werden, denn es existiert keine Andeutung dafür, dass die Entapophyse an der Tracheenbildung teilgenommen hat, und dass also hier ein Äquivalent des medianen Stammes vorhanden wäre. Bei *Segestria* bleibt in der Tat die Entapophyse nachweislich als eine kleine Ektodermvertiefung an der medianen Seite des Tracheenstammes erhalten (wie es schon oben ausgeführt wurde). Aus der Anordnung der Muskeln, welche an diese Entapophyse sich ansetzen, muss man schließen, dass wir hier tatsächlich das Homologon der Entapophyse des Lungensegmentes und also auch das Homologon des medianen Stammes, welcher hier nicht als solcher zur Entwickelung kam, vor uns haben (Fig. 37).

Überhaupt in allen diesen Familien befinden sich die Tracheen jeder Körperseite sämtlich lateralwärts von den Entochondrites und den daran befestigten Muskeln, d. h. geradeso, wie die lateralen Stämme der übrigen Spinnen. Auch sind hier die Tracheenstigmen nicht zu einer Öffnung vereinigt, wie sonst bei Dipneumones. Sie liegen am Abdomen weit vorn und weit voneinander entfernt und meistens (mit einer Ausnahme) durch den Kanal der Querfalte vereinigt, d. h. geradeso, wie die Stigmen im Lungensegment derselben Spinnen und genau in derselben Lage, wie die Stigmen des 2. Lungenpaares bei den Tetrapneumones.

Besonders die vorderen Tracheen der *Caponiidae*, der einzigen Spinnenfamilie, in der keine Lungen und nur Tracheen existieren, sind leicht von den Lungen abzuleiten, denn sie haben genau die Position, welche sonst die Lungen einnehmen; sie haben ferner sehr kurze Tracheenröhrchen, welche durchaus die Stellung haben wie sonst die Lungensäckchen; außerdem sind sie auch etwas abgeflacht, wie letztere. (Die Unterschiede wären nur die, dass einmal die Röhren transversale oder spiralige Chitinverdickungen anstatt der einzelnen zerstreuten Höcker haben, und weiter, dass *Caponia* außerdem eine Röhrchengruppe extra an der Vorkammerbasis aufweist.)

Purcell glaubt, dass diese Familien der *Dysderidae*, *Oonopidae*, *Caponiidae* eine vermittelnde Stellung zwischen den mygalomorphen und den arachnomorphen Spinnen einnehmen, wie es Bertkau in bezug auf die ersteren zwei Familien schon früher (1878) angenommen hat.

Der zweite Weg, auf welchem die Lunge zur Trachee wurde, ist der, dass die Lunge ihrer Lungenblätter einfach verlustig wurde; es blieb also nur die Lungenhöhle zurück, welche sich dafür aber in die Länge streckte, manchmal auch sekundäre Zweige bekam

und nunmehr als Trachee funktionierte. Und diese Art der Umwandlung ist nach Purcell bei allen übrigen arachnomorphen Spinnen eingeschlagen worden.

Besonders bei *Filistata* (Fig. 36) haben die lateralen Stämme die dreieckige Form, welche der Lungensack gewöhnlich hat, noch behalten, sind inwendig, wie letzterer, mit Stacheln versehen und sind deshalb einer Lungenhöhle, welche ihre Lungenblätter verloren hat, noch durchaus ähnlich. Wir haben schon gesehen, dass diese Form auch in der Hinsicht besonders primitiv erscheint, als alle vier Tracheenstämme in die Querfalte einmünden, genau wie zwei Lungenhöhlen und zwei Entapophysen des vorhergehenden Segmentes. Da bei dieser Form (und noch bei einigen anderen) die Entapophysen dazu noch respiratorisch untätig sind, einfache Chitinauskleidung haben und im wesentlichen nur als Entapophysen funktionieren, so ist hier der ganze Tracheenapparat, ebenso wie bei *Caponiida*, *Oonopidae* und *Dyderidae* (Fig. 37) nur aus der Lunge hervorgegangen, aber wie ersichtlich, durch eine wesentlich andere Art der Lungenumwandlung.

Im Gegensatz zu diesen Spinnen, gibt es nach Purcell auch solche, bei welchen der ganze Tracheenapparat seine Entstehung nur den Entapophysen verdankt; so ist es nämlich bei *Argyroneta*. Hier liegt das ganze Tracheensystem medianwärts von den ventralen longitudinalen Muskeln. Das entsprechende Ende eines solchen Muskelsegmentes setzt sich an einen Processus an der lateralen Seite des Tracheenstammes an. Und eben diesen lateralen Processus müssen wir mit der Entapophyse homologisieren, und auf diese Weise den ganzen Tracheenstamm als einen seitlichen Auswuchs dieser letzteren betrachten. Das Homologon des lateralen Stammes resp. der Lunge scheint bei *Argyroneta* gänzlich zu fehlen.

6. Bestätigung der Ansichten Purcell's durch Untersuchungen von Lamy und Kautzsch und zum Teil abweichende theoretische Ansichten des letzteren.

Die hier von Purcell 1895, 1909, 1910 vertretenen Auffassungen werden im wesentlichen auch von Lamy 1902 anerkannt, und auch nach Kautzsch 1910 entwickelt sich der mediane Tracheenstamm aus der Entapophyse. Auch er beschreibt die Anlage des medianen und lateralen Stammes als selbständige Bildungen. „Wir werden sehen, sagt er, dass die zwei Tracheenstämme beiderseits ganz verschiedene Entstehung haben“ (p. 586). Den medianen hält er für das Homologon der Entapophyse, und der laterale läßt sich nach ihm „wenigstens durch seine Lage der Lungeneinstülpung vergleichen“ (p. 586). Auch histologisch weisen die Lungenhöhle und der laterale Stamm Ähnlichkeiten auf. „Das Lumen des lateralen Tracheenstammes ist fast ganz mit chitinisierender Substanz ausgefüllt, genau

wie es bei der Lungeneinstülpung um diese Zeit der Fall ist" (p. 588). Andererseits, die Entapophysen des Lungensegmentes sind ebenfalls durch ihre Chitinausscheidung den medianen Tracheenstämmen des nächsten Segmentes ähnlich: „Die Analogie wird dadurch noch auffallender, dass die Innenwand der erwähnten Röhren (d. h. Entapophysen des Lungensegmentes) wie des gemeinsamen Vorraums von den gleichen chitinösen Gitterwerk ausgekleidet wird wie die Tracheen . . . Die naheliegende Frage, ob hier nicht auch eine respiratorische Funktion in Frage kommen könnte, möchte ich nicht vor weiterer Untersuchung entscheiden."

Im vorhergehenden sahen wir, dass Kautzsch den lateralen Tracheenstamm in bezug auf seine Lage und in bezug auf seine Chitinauskleidung mit dem Lungensack vergleicht.

Und trotzdem ist er der Meinung, dass von der Umwandlung der Lunge in die Trachee nicht die Rede sein könne. „Eine Zurückführung der Tracheen, dieser so einfachen Röhren, über den Umweg der Lungenbildung auf die Kiemen einer Ahnenform erscheint doch außerordentlich gekünstelt. Der Ersatz des zweiten Lungenpaares durch Tracheen bei den Dipneumonen, und sogar des ersten Paares bei den Caponiiden, beweist ebensowenig die Entstehung der Tracheen aus den Lungen wie die umgekehrte Umwandlung."

Er neigt aber der Ansicht zu, dass die Lungen durch ihre Lage „stets eine Zurückführung auf Kiemen gestatten"; demnach müssen die Lungen phylogenetisch älter sein als die Tracheen. Er ist weiter mit Purcell der Meinung, dass die medianen Tracheenstämme auf die Entapophysen zurückgeführt werden müssen. Und wenn endlich auch nach Kautzsch die lateralen Tracheenstämme eine große Ähnlichkeit mit dem Lungensack haben, so ist seine oben angeführte Meinung etwas überraschend. Angenommen, dass die lateralen Tracheenstämme trotz ihrer Ähnlichkeit nicht aus der Lunge hervorgegangen sind, wie ist denn ihr Ursprung zu erklären? Kautzsch sagt davon nichts. Er will die Tracheen nicht aus den Lungen ableiten, weil ihn die Art und Weise, wie es Mac Leod 1884 versucht hat, nicht befriedigt. Und die jüngsten solcher Versuche von Purcell, welche auf einer breiten embryologischen und anatomischen Basis unternommen wurden und gut begründet zu sein scheinen, bespricht Kautzsch nicht, vielleicht deshalb, weil er mit den Untersuchungen von Purcell 1909 sich nicht vollkommen vertraut machen konnte, möglicherweise, da seine eigene Arbeit dem Abschluss nahe war, als die von Purcell veröffentlicht wurde. Und die spätere Arbeit von Purcell (1910), welche vielleicht Kautzsch noch am ehesten überzeugen hätte können, konnte ihm gar nicht bekannt sein.

7. Polyphyletischer Ursprung der Tracheen innerhalb der Arachnoideen und der ganzen Arthropodengruppe.

Somit sehen wir, dass die Tracheen selbst innerhalb der Arachnoideenklasse verschiedenen Ursprung haben und einander nicht homolog sind.

1. Einmal ist bei den meisten Spinnen und zwar bei ein und demselben Tier, in einem und demselben Segment ein Teil des Tracheenapparates aus der Entapophyse entstanden, der andere Teil aus der Lunge.

2. Es gibt Spinnen, bei welchen der ganze Tracheenapparat entweder ausschließlich der Lunge (*Caponiidae*, *Oonopidae*, *Dysderidae*)

oder ausschließlich der Entapophyse (*Argyroneta*) seine Entstehung verdankt.

3. Die Vordertracheen der *Caponiidae*, bei welchen sie in einem Segment liegen, in dem sich bei allen übrigen Spinnen Lungen befinden, sind ausschließlich aus diesen letzteren entstanden. Da aber demnach bei allen anderen dipneumonen Spinnen die Lungen noch unverändert blieben, so muss man annehmen, dass die Vordertracheen der Caponiiden zu einer anderen Zeit und später aus der Lunge entstanden sind, als die Tracheen der übrigen Spinnen (und vielleicht auch später und unabhängig von den Tracheen des 9. Segmentes der Caponiiden selbst).

4. Und weiter, der laterale Tracheenstamm der übrigen Spinnen ist doch, obwohl er bei ihnen allen im 9. Segment liegt und obwohl er bei allen aus der Lunge seine Entstehung genommen hat, auf verschiedene Art entstanden. Die eine Art der Umwandlung hat bei den *Dysderidae*, *Oonopidae* und *Caponiidae* stattgefunden, die andere bei allen übrigen Dipneumones.

5. Endlich müssen die Tracheen, welche bei einigen Arachnoideen im Cephalathorax oder an den Beinen ausmünden und nicht, wie sonst am Abdomen, wieder eines anderen Ursprungs sein.

Auf diese Weise sind die Tracheen, selbst in ein und derselben Klasse der Arachnoideen, zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten unabhängig voneinander entstanden. Offenbar bilden sie sich mit großer Leichtigkeit überall da, wo sie von nöten sind, wobei für ihren Aufbau verschiedene Anlagen ausgenützt werden.

Mit solcher Leichtigkeit und ebenso unabhängig sind sie wohl in der ganzen Gruppe der Tracheaten polyphyletisch entstanden und nicht samt und sonders von einem mit Tracheen versehenen Ahnen übernommen worden. Zum mindesten können wir ruhig annehmen, dass die Tracheen der Arachnoideen und diejenigen der übrigen Tracheaten nur konvergente Bildungen sind, so dass wir in ihnen keinen unbedingten Beweis für die nähere Verwandtschaft mit den Insekten zu sehen brauchen. Wie leicht die tracheenartigen Bildungen entstehen, das beweisen die Landisopoden, bei welchen solche scheinbar ganz unvermittelt aufgetreten sind und zwar bei den Formen, welche sich von ihren nächsten tracheenlosen Verwandten sonst keineswegs bedeutend unterscheiden.

Früher wiesen die Gegner der *Limulus*-Theorie auf die cephalothorakalen Tracheen der Solifugen und der Acarinen hin, die durch ihre Lage im Cephalothorax in der Tat dieser Theorie Schwierigkeiten machten, so lange man sich genötigt sah, alle Tracheen unbedingt aus den Lungen abzuleiten. Auch bei den Phalangiden gibt es nach Hansen 1893, p. 198 und Loman 1896 Tracheenstigmen auf der Tibiae der vier Beinpaare des Cephalothorax. Jetzt

können aber solche Fälle der Kiementheorie keine Schwierigkeit mehr bereiten, wie es Purcell bemerkt, (1909) denn, wie wir gesehen haben, entstehen die Tracheen mit Leichtigkeit aus den verschiedensten Anlagen; also konnten sie auch in den zitierten Fällen aus den Apodemen irgendwelcher Muskeln oder auch auf andere Art (aus Hautdrüsen — Moseley 1874, Chun 1875, Kennel, Lang 1889, Weißenborn 1886, Wagner 1894 etc. entstehen. Dass sie vielleicht unter Umständen auch ganz unvermittelt auftreten können, durch einfache Ektodermeinstülpung, darauf scheinen (meiner Ansicht nach) die Landasseln hinzudeuten.

Und es kann uns eine solche verschiedenartige Entstehungsweise der Tracheen um so weniger wundern, wie ich betonen möchte, als auch die Lungen innerhalb der Arachnoideenklasse ebenfalls zu wiederholten Male nund in einzelnen Gruppen unabhängig aus den Merostomenkiemen entstanden sein müssen (Pocock 1893, Laurie 1894, Purcell 1909), weil sie hier auf verschiedene Segmente verteilt sind (Purcell 1909). So gehören sie bei den Skorpionen den Segmenten 10—13 und bei den tetrapneumonen Spinnen dem 8. und 9. Segment an, in denen bei den Skorpionen nur Operculum und Pecten sich befinden.

Auch die manchmal sehr auffallende Ähnlichkeit, welche zwischen den Tracheen der Arachnoideen und denen der Insekten existiert, kann uns nicht stutzig machen; sie ist kein Beweis für Homologie. Das zeigen uns die Arachnoideen: Hier sind verschiedene Teile des Tracheensystem in bezug auf ihre Struktur, ihre Chitinauskleidung ganz ähnlich und trotzdem verschiedener Herkunft, wie es Purcell ausdrücklich betont.

8. Unterschiede zwischen den Arachnoideen- und Insektentracheen.

Andererseits dürfte diese Ähnlichkeit, die der Annahme der konvergenten Tracheenentstehung so im Wege stand, schließlich doch nicht so vollständig sein, wie man es glaubte. MacLeod 1884 weist wenigstens auf folgende Unterschiede (p. 29 und 30) zwischen den Spinnen- und Insektentracheen hin:

1. An die Arachnoideentracheen setzen sich mesodermale Fibrillen, welche sie mit anderen Organen und mit dem Ektoderm verbinden. Solche Fäden findet man in derselben Weise an den Lungen der Spinnen, aber nicht an den Tracheen der anderen luftatmenden Arthropoden.

2. Die Tracheen der Spinnen sind inwendig mit Chitinstacheln versehen, ähnlich wie die Lungen; bei den Insektentracheen fehlen derartige Bildungen.

3. Die Lage der Stigmen ist auch verschieden. Bei den Insekten und Myriopoden befinden sie sich oberhalb der Ansatzstelle der

Extremitäten, bei den Arachnoideen dagegen in einer rein ventralen Lage.

4. Auch sind die Tracheen der Arachnoideen oft abgeplattet, die der Insekten röhrenartig.

Wenn diese Differenzen, einzeln genommen, auch recht unbedeutend sein mögen (wie es Lamy 1902 ausführt), so können sie doch nach Mac Leod's Meinung in ihrer Gesamtheit den Gedanken rechtfertigen, dass die Tracheen nicht in beiden Fällen homologe Bildungen seien. Um so mehr können wir jetzt hier Konvergenz annehmen, da die Ontogenie der Tracheen und der Lungen übereinstimmend darauf hindeutet. Das auffallendste Ähnlichkeitsmerkmal der Insekten — und Arachnoideen — die Existenz eines kutikularen Spiralfadens in den Tracheenröhren kann nach Mac Leod schon deshalb nicht als Beweis für die Homologie dieser Tracheen gelten, da solche Spiralfäden auch in anderen ektodermalen Einstülpungen der Arthropoden existieren, welche mit den Tracheen nichts zu tun haben. Ganz besonderes Gewicht muss aber auf den Umstand gelegt werden, dass die Tracheen der Insekten niemals an die embryonalen Beinanlagen gebunden sind, wie die opisthosomalen Tracheen der Arachnoideen (Kingsley 1897, weiter auch Reuter 1909).

V. Unterschiede zwischen den Arachnoideen und Insekten.

Wir sahen, dass die Tracheen an und für sich nicht als Beweis für die Verwandtschaft der Arachnoideen mit den Insekten dienen können. Sind aber in der übrigen Organisation dieser Tiere solche Ähnlichkeiten aufzufinden, welche, abgesehen von den Tracheen, beweisen könnten, dass beide Gruppen gemeinsamen Ursprungs sind, und dass die Arachnoiden den übrigen luftatmenden Arthropoden, nicht aber den Merostomen angereiht werden müssen?

In der Wirklichkeit, zeigen die Arachnoideen im Gegenteil sehr große Unterschiede gegenüber den Insekten und den Eutracheaten überhaupt, Unterschiede von prinzipieller Bedeutung, wie sie zwischen den Arachnoideen und Merostomen nicht existieren.

1. Arachnoideen haben eine andere Gliederung des Körpers als die Insekten; die Körperregionen, welche eine so auffalende Übereinstimmung bei den Merostomen und Arachnoideen zeigen (*Slimonia* und *Scorpio*), sind bei den Arachnoideen und Insekten ganz verschieden. Den Arachnoideen fehlt der Kopf der Insekten.

2. Wir finden hier keine solche Übereinstimmung in der Zahl und Anordnung der Segmente, wogegen bei den Arachnoideen und Merostomen selbst rudimentäre embryonale Segmente einander entsprechen. (Nach Angaben von Brauer und Kishinouye.)

3. Die Insekten haben keinen postanalen Stachel, wie die Merostomen und Arachnoideen (Skorpione, Pedipalpi).

4. Die Arachnoiden haben keine Antennen, welche für die Tracheaten so typisch sind, und darin stimmen sie mit der überwiegenden Zahl der Merostomen[41]) überein, welche ebenfalls Cheliceren an Stelle der Antennen haben[42]).

5. Die Arachnoideen haben keine solche ungegliederte und anhangslose Mandibeln, wie sie für die Insekten typisch sind. Die Mundwerkzeuge der Arachnoideen überhaupt sind ganz anders gestaltet, sie sind zugleich Gangbeine, wie die der Merostomen.

6. Die Arachnoideen haben 4 Paar Beine (welche auch bei den Merostomen zu finden sind), anstatt der drei Paare der Insekten. Sie sind zum Teil mit Scheren versehen, welche nie bei den Insekten (wohl aber bei den Merostomen) vorkommen.

7. Konzentration des Nervensystems und Bau des Gehirns sind bei den Arachnoideen anders als bei den Insekten, doch ganz ähnlich wie bei den Merostomen (Milne-Edwards, Viallanes, Pacquard, Lankester).

8. Die Medianaugen der Arachnoideen sind dreischichtige und unikorneale, durch Invagination entstandene, mit Retinulae versehene Augen, wie diejenigen von *Limulus*. Solche Augen fehlen den Insekten. Die zusammengesetzten Augen der Insekten fehlen den Arachnoideen und auch *Limulus* gehen sie ab; denn seine lateralen Augen stimmen trotz der Einzelverdickungen der kutikularen Überkleidung der Augen, im Bau der Retina mit den Augen der Arachnoideen überein.

9. Das Blutgefäßsystem ist bei den Insekten und Arachnoideen verschieden, wohl aber ganz übereinstimmend bei den Arachnoideen und *Limulus*. Ebenso enthält das Blut der Insekten kein Hämocyanin[43]) in Gegensatz zu *Limulus*, Arachnoideen und Crustaceen.

10. Die Arachnoideen haben die Coxaldrüsen wie *Limulus*, den Insekten gehen sie ab (wenigstens in dieser typischen Form)[44]).

---

41) Die ältesten Merostomen, welche neuerdings von Walcott entdeckt sind, haben anstatt der Cheliceren Antennen wie die Trilobiten.

42) Ich will dieses negative Merkmal hier ganz allgemein fassen, ohne die Frage über die Homologie der Antennen, Cheliceren, Mandibeln und Maxillarpalpen zu diskutieren; unabhängig davon, ob man die Homologa der Antennen der Eutraheaten, resp. des 1. oder des 2. Paares der Crustaceenantennen bei den Arachnoideen findet oder nicht, ist der Mangel der typischen Antennen bei den Arachnoideen immerhin sehr bezeichnend. Nach Jaworowsky 1891 und Wagner 1894 (s. Brauer 95, 369) sollen am Kopfe der Spinnen, resp. zwischen dem 1. und 2. Körpersegment der Milben rudimentäre Anhänge vorhanden sein. Doch sind sie jedenfalls zweifelhaft. Und Brauer hebt in bezug auf *Scorpio* ausdrücklich hervor, dass bei ihm nichts dergleichen zu finden ist (1895, p. 369).

43) Wenigstens in den Handb. d. vergl. Physiol.; herausg. von Winterstein, wird sein Vorkommen im Insektenblute nicht angegeben.

44) In der „Kopfniere" von *Machilis* hat man ein Homologon der Coxaldrüsen zu finden geglaubt.

11. Die Arachnoideen haben nicht die ektodermalen Malpighi'schen Gefäße der Insekten.

12. Die Arachnoideen und gerade die primitivsten von ihnen haben Lungen, welche den Eutracheaten gänzlich fehlen.

13. Bei den Arachnoideen haben die embryonalen Beine des Abdomens Beziehungen zu den Respirations- und Geschlechtsorganen (Genitaloperculum), ganz wie die entsprechenden Beine der entsprechenden Segmente bei *Limulus*. Etwas Ähnliches trifft man bei den Insekten nicht an.

14. Die Tracheen weisen einige Unterschiede in ihrem Bau auf, und ihre Entwickelung zeigt, dass sie denen der Insekten nicht homolog sind.

15. Die Ausmündung der Geschlechtswege liegt bei den Arachnoideen weit vorn am Abdomen und in demselben Segmentwie bei *Limulus*, bei den Insekten weit hinten.

16. Die Gonaden der Arachnoideen haben z. T. eine netzartige Struktur, wie bei *Limulus* (und *Apus*), welche Struktur sich unter den Insekten nicht findet.

17. Die Arachnoideen haben eine „Leber", welche den Insekten nicht zukommt. Umgekehrt, den Arachnoideen geht der Fettkörper der Insekten ab.

18. Die Arachnoideen haben ein Innenskelett ganz ähnlich dem von *Limulus* (und einiger Crustaceen); ein derartiges Endosternum wird bei den Insekten nicht angetroffen.

19. Die Arachnoideen und *Limulus* haben veno-perikardiale Muskeln (Lankester), die für sie sehr typisch sind; solche sind aber bei den Insekten unbekannt.

20. Endlich legt neuerdings Börner 1912 einen großen Wert darauf, dass die Fußkrallen bei den Insekten nur Flexormuskeln, die Fußkrallen der Arachnoideen dagegen Flexor- und Extensormuskeln besitzen — ein Merkmal, welches unter anderen nach Börner zur Unterscheidung der zwei großen Unterstämme, dem Unterstamm „Antennata" (Trilobiten, Crustaceen, Insekten etc.) und dem Unterstamm Chelicerata (*Arachnoidea*, *Merostomata*) dienen kann.

Im Bau der Insekten und Arachnoideen können wir zu dem nicht alle die unzähligen Übereinstimmungen in den kleinsten Details (Zellsäulen der Kiemen- und Lungenblätter, Bau und Gliederung der Beine und ihrer Scheren, Bau der Genitaloperculums, Retinulae der Augen etc.) auffinden, welche zwischen *Limulus* und Arachnoideen nachzuweisen sind. Wir finden aber nicht nur recht viele einzelne gemeinsame Züge in der Organisation der Arachnoideen und *Limulus*, sondern, was sehr wichtig ist, wir

konstatieren hier und dort dieselben Beziehungen der entsprechenden Organe zu einander, wie es in der Einleitung ausgeführt war. So Nervensystem und Blutgefäßsystem, Nervensystem und Segmente, Gehirn und Cheliceren, Gehirn und Augen, so weit man die Arbeit von Patten verstehen kann, Lage der Augen auf dem Prosoma und Struktur der Augen, Beine und Geschlechtsöffnungen, Beine, Genitaloperculum, Lungen einer- und Segmente andererseits, Beine und Respirationsorgane, Beine und Coxaldrüsen, Beine und Mundöffnung, Blutsinuse, veno-perikardiale Muskeln und Pericardium, Respirationsorgane und ihre Verteilung auf die Abdominalsegmente — alles das zeigt dieselben Beziehungen zueinander durch ihre gegenseitige Lage und Entwickelung sowohl bei *Limulus* als bei den Arachnoideen. Nichts nur annähernd Ähnliches existiert zwischen Arachnoideen und Insekten. Das beweist, dass die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und *Limulus* nicht durch künstliches Herausgreifen einzelner Merkmale konstruiert, sondern durch Blutverwandtschaft bedingt ist.

Die ganze Entwickelung der Arachnoideen zeigt viel mehr Ähnlichkeit mit den Merostomen als mit den Insekten (s. Kingsley, Korschelt und Heider). Eher findet man gemeinsame Züge in der Entwickelung der Arachnoideen mit den Crustaceen als mit den Insekten. Und das kann uns nicht wundern, denn die Merostomen (und Arachnoideen), Trilobiten und Crustaceen müssen in der Tat irgendwo an der Wurzel zusammenhängen, um so mehr da nach den neuesten Entdeckungen von Walcott einige Merostomen anstatt der Cheliceren Antennen besaßen, wie Trilobiten, und sonst diesen letzteren ähnlich waren. (Auch zeigen diese kambrischen Merostomen noch andere Andeutungen auf Verwandtschaft mit Crurtaceen, vermittels der Trilobiten, wie Walcott annimmt.)

Schimkewitsch 1906 meint (p. 77—78), dass man bei den Arachnoideen doch einige mit den Eutracheata übereinstimmende Merkmale finden kann. Er sagt: „Die Abstammung der Arachnoideen von Formen, welche den *Xiphosura* nahestehen, hat natürlich viel Wahrscheinlichkeit für sich, allein es sind gleichzeitig Züge vorhanden, welche für einen gewissen Zusammenhang mit den niederen Tracheaten sprechen. Zu solchen Zügen gehören die nachstehenden: das von mir entdeckte Vorhandensein von kardio-cölomialen Öffnungen bei den *Pedipalpa*, wie sie außerdem noch bei den Orthopteren zu finden sind; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und den Myriopoden in der gegenseitigen Anordnung der sekundären und der primären Höhlen; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und Diplopoden in bezug auf die Lage der Genitalöffnung; die Ähnlichkeit zwischen den Arachnoideen und Rhynchoten in der exkretorischen Funktion der Anhänge des entodermalen Mitteldarmabschnittes (Leberlappen bei *Aphrophora* nach Gadd (1902) und Malpighi'sche Gefäße der Arachnoideen); das Vorhandensein

eines Endosternites bei Julus[45]). Alles dies spricht für den Umstand, dass hier irgendein Zusammenhang vorhanden ist, welcher uns vorderhand noch völlig unklar ist."

Wenn man diese Aufzählung der Ähnlichkeitsmerkmale, mit der oben gegebenen Liste gemeinsamer Züge zwischen den Arachnoideen und Merostomen vergleicht, erkennt man ohne weiteres, wie wenig man zugunsten der näheren Verwandtschaft der Arachnoideen mit den anderen „Tracheaten" aufbringen kann, selbst wenn man einzelne physiologische und anatomische Merkmale aus dem ganzen Organisationskomplex herausgreift, miteinander mischt und dieselben von allerlei weit voneinanderstehenden Repräsentanten der Eutracheaten sammelt (*Orthoptera*, *Chilopoda* und *Rhynchota*).

Es konnte eine Zeitlang den Anschein erwecken, als ob die Solifugen die Theorien von der Ableitung der Lungen aus den Tracheen und auch die von dem gemeinsamen Ursprung aller Tracheaten stützen können. Bei dieser Arachnoideengruppe haben sich bekanntlich die drei letzten thorakalen Segmente mit den entsprechenden Beinpaaren von dem übrigen Cephalothorax abgetrennt; es kommt auf diese Weise eine Art von dreigliedrigem Thorax zustande mit drei Beinpaaren wie bei den Insekten. Das Abdomen ist bei ihnen auch gegliedert und aus zehn Segmenten zusammengesetzt, wie dasjenige der meisten Insekten. Die Ähnlichkeit wird dadurch ergänzt, dass dieser „Thorax" bei ihnen ein Tracheenstigma trägt. Die Tracheen haben einen Spiralfaden und sind, als einzige Erscheinung unter den Arachnoideen (Purcell, 1909, p. 84) durch Anastomosen miteinander verbunden; die Solifugen führen auch respiratorische Bewegungen aus (Purcell, ibid.). Die Lungen, welche diese Ähnlichkeit stören würden, gehen ihnen gänzlich ab.

Aber heutzutage ist es klar, dass diese Ähnlichkeit eine oberflächliche ist und nur von zufälliger Natur. Wenn wir die drei letzten Beinpaare der Solifugen mit den Beinpaaren der Insekten homologisieren, so müssten wir in den drei ersten Beinpaaren der Solifugen die Homologa der Mundwerkzeuge der Insekten erblicken; und wenn wir dies alles zugeben, so bleibt doch bei den Solifugen nichts den Insektenantennen Entsprechendes. Außerdem müssen wir bei dieser Annahme die Cheliceren mit den Mandibeln homologisieren, trotzdem die Cheliceren vom Gehirn aus innerviert werden. Die vergleichende Anatomie lässt also diesen Vergleich nicht durchführen. (Korschelt und Heider, Lehrb. d. Entwickelungsgeschichte.) Um diese Frage zu entscheiden, hat Heymons 1904 die Entwickelung der Sulifugen untersucht und ist zu der Überzeugung gekommen, daß ihre Entwickelung keine Ähnlichkeit

45) In der Anmerkung wird gesagt: „Ich sah dasselbe auf mir liebenswürdig von A. O. Kowalewsky gezeigten Präparaten."

mit derjenigen der Insekten zeigt, wohl aber mit der Entwickelung von *Limulus* übereinstimmt.

Gewiss würde auch hier die Erfoschung der Statik und Mechanik des Solifugenkörpers in der Art, wie es Wimmer angebahnt hat, aufklären, wodurch diese Konvergenz mit den Insekten hervorgerufen würde[46]).

VI. Unterschiede zwischen den Merostomen und Arachnoideen.

Es wird nun tunlich sein auch der Unterschiede zu gedenken, welche zwischen den Arachnoideen und Merostomen existieren, damit es nicht den Anschein gewinnt, dass die große Übereinstimmung zwischen beiden Gruppen nur deshalb bestünde, weil man das Positive allein herauswählt und das Negative weglässt. Aber auch beim besten Willen kann man prinzipiell wichtige Unterschiede zwischen ihnen nicht finden; die Unterschiede, welche angeführt werden könnten, sind lediglich durch verschiedene Lebensweise bedingt, also reine Anpassungsmerkmale.

Trotzdem Korschelt und Heider, 1892, die Arachnoideen von den Merostomen ableiten, wollen sie beide Gruppen doch nicht so miteinander im System vereinigen, wie es Straus-Dürckheim, Van Beneden, Lankester, Kingsley, Oudemans u. a. getan haben. Sie führen folgende Unterschiede an, welche gegen eine solche Vereinigung sprechen sollen:

1. Der dem Wasserleben entsprechende Bau der zur Respiration verwendeten Gliedmaßen bei *Limulus*;

2. die Abwesenheit der entodermalen „Malpighi'schen" Gefäße bei *Limulus*;

3. Zusammengehörigkeit der Xiphosuren mit dem Trilobiten, „welche den Arachnoideen ferner stehen" sollen.

Heutzutage legen diese namhaften Forscher auf die angeführten Unterscheidungsmerkmale keinen Wert mehr, selbst nicht in bezug auf die Vereinigung der Merostomen mit den Arachnoideen.

Der Abwesenheit der exkretorischen Darmanhänge bei *Limulus* und ihrer Anwesenheit bei Arachnoideen hat man früher viel Bedeutung zugeschrieben, weil man sie bei Insekten und Arachnoideen für homolog hielt und umgekehrt bei den Crustaceen typischerweise ebenso vermisste wie bei *Limulus*. Jetzt wissen wir aber, dass man in dieser Hinsicht sehr stark irrte.

Die exkretorischen Darmanhänge der Arachnoideen gehen vom entodermalen Darmabschnitt aus, sind also nicht ektodermaler Herkunft wie die Malpighi'schen Gefäße der Insekten. Diese Bildungen

46) Bei den Solifugen werden die Maxillarpalpen als Beine verwendet; ob nicht dieser Umstand die Gliederung des Cephalothorax bedingt hat?

sind demnach nicht homolog und beweisen keine nähere Verwandtschaft, ebensowenig wie die Tracheen.

Andererseits deutet die Anwesenheit solcher exkretorisch funktionierender Anhänge am Mitteldarm (ähnlich denen der Arachnoideen) bei gewissen Crustaceen mit abweichender, zum Teil terrestrischer Lebensweise darauf hin, dass sie möglicherweise bei den Arachnoideen als Anpassung an das Landleben entstanden sind. (Kingsley 1893, Wagner 1894a und b, Lankester 1904.) Das Vorkommen von ähnlichen Malpighi'schen Gefäßen bei den ebenfalls landlebenden Arachnoideen und ihr Fehlen bei den wasserbewohnenden Merostomen wäre dann leicht erklärlich.

Jedenfalls kann man auf Grund dieses Unterschiedes allein Merostomen von den Arachnoideen ebensowenig trennen, wie es unmöglich ist die Crustaceen, welche solche Anhänge besitzen, von denen, die derselben entbehren, zu trennen (Lankester 1904).

Auch der Umstand, dass Xiphosuren größere Ähnlichkeit mit den Trilobiten aufweisen als die Arachnoideen, ist recht natürlich. Die Xiphosuren sind jedenfalls viel älter als Arachnoideen und haben deshalb auch viel mehr von den Merkmalen bewahrt, welche der gemeinsamen Stammform der Trilobiten und Merostomen eigen waren. Die geologisch jüngeren Arachnoideen haben sich zu viel von dieser Stammform entfernt und zeigen infolgedessen nur recht spärliche Übereinstimmmung mit den Trilobiten: diese fehlen aber durchaus nicht (Gnathocoxen an vielen, in der Ontogenie an sämtlichen Beinpaaren, ein Paar präoraler Anhänge, Chitinpanzer und vielleicht auch einige Anklänge in der Arachnoideenontogenie).

Zu den oben erwähnten unterscheidenden Merkmalen könnte man eventuell noch Abwesenheit der inneren Befruchtung bei *Limulus* heranziehen. Innere Befruchtung der Arachnoideen ist aber auch eine Anpassung an das Landleben und ihr Auftreten deshalb bei den letzteren recht erklärlich.

Manchmal werden auch die lateralen „zusammengesetzten" Augen der Merostommen in dieser Hinsicht erwähnt. Aber gerade in den Augen liegt allem Anschein nach einer der auffallendsten gemeinsamen Charakterzüge, welcher die Merostomen und die Arachnoideen auszeichnet. Bei *Limulus* und Arachnoideen gleichen sie sich vor allem in der Struktur der Retina, in welcher die Retinazellen Neigung zur Bildung der Retinulae aufweisen, obschon diese Augen meist eine einheitliche Linse haben. Dadurch stellen die *Limulus*- und Arachnoideenaugen einen ganz besonderen Typus der Sehorgane dar (Lankester und Bourne, 1883). Die Augen der Skorpione bilden zwei Gruppen: Median- und Lateralaugen, welche ganz ebenso auf dem prosomalen Schild angebracht sind wie bei *Limulus* und welche unter einander einen großen und äußerst bemerkenswerten Unterschied aufweisen; dieser Unterschied wird

durch ganz verschiedene Entwickelung beider Augenarten bedingt. (Police 1908 verneint das in bezug auf *Scorpio*, im Gegensatz zu den übereinstimmenden Angaben mehrerer Forscher; doch seine Beschreibung und seine Abbildungen sind nicht überzeugend genug.) Und bei *Limulus* zeigen beide Augenarten nach Lankester und Bourne ebenfalls diesen Unterschied, so dass wir immer die gleich situierten Augen in beiden Gruppen miteinander vergleichen können, die Medianaugen der Arachnoideen mit den Medianaugen des *Limulus*, die Lateralaugen der ersteren mit den entsprechenden Augen von *Limulus*.

Auch die Beziehungen der mittleren Augen während ihrer Entwickelung zur Gehirnanlage speziell zu den Scheitelgruben sind hier und dort (wenn ich die Angaben Patten's richtig verstehe) auffallend ähnliche. (Vgl. Fig. 41, 41, 24, 25 und Beschreibung auf p. 64 und 65 von Patten 1893).

Was speziell die Lateralaugen betrifft, so sind sie, wie gesagt, im Bau ihrer Retina vollkommen denen der Skorpione ähnlich: in bezug auf die Gruppierung der Zellen zu Retinulae und in bezug auf die Bildung der Rhabdome. Diese Augen entwickeln sich laut den Angaben aller diesbezüglichen Arbeiten, ausgenommen derjenigen von Police, 1908, auch beim *Scorpio* wie bei *Limulus*, ohne Einstülpung, durch einfache Differenzierung der Epithelschicht, wobei keine Inversion im Gegensatz zu den *Limulus*- und Arachnoideenmedianaugen zu beobachten ist.

Bei *Limulus* sind diese Augen als eine Art zusammengesetzter Augen ausgebildet. Beim Skorpion sind an den entsprechenden Stellen je eine Gruppe von Einzelaugen, welche Gruppe man vielleicht durch Auflösung eines großen einheitlichen Seitenauges entstanden denken kann. (Lankester und Bourne 1893, Kishinouye 1892b.)

Kishinouye 1892, p. 102 schließt aus der Betrachtung der Figuren von Parker, dass sich die Lateralaugen der Skorpione jederseits aus einer gemeinsamen Ektodermanlage ontogenetisch differenzieren (ebenso wie die Lateralaugen der Spinnen nach Kishinouye), wie wenn diese Einzelaugen jeder Gruppe früher ein einheitliches Sehorgan bildeten, welches sich erst später in einzelne nahe beieinanderliegende Augen auflöste.

Lankester und Bourne 1883 kamen zu diesem Schluss schon früher durch den Umstand, dass die Zahl der Einzelaugen in jeder Lateralgruppe bei verschiedenen Individuen von *Scorpio* stark variieren kann und dass auch akzessorische kleine Augen auftauchen können. Das alles macht den Eindruck, als ob die Einzelaugen früher näher beieinander gestanden hätten und vielleicht einstmal an ihrer Stelle ein einheitliches großes Seitenauge gewesen wäre. Durch verschiedene Art der Auflösung eines solchen einheitlichen Auges, welches nach Lankester und Bourne dem gemeinsamen Vorfahr der Merostomen und Skorpione zugenommen wäre, könnten dann durch weitere Entwickelung in zwei divergenten Richtungen die Augen von *Limulus* und die von *Scorpio* entstanden sein.

Dies alles deutet darauf hin, dass man der Zusammensetzung der *Limulus*-Seitenaugen aus einzelnen isoliert voneinander stehenden

Retinulaegruppen, über welchen die gemeinsame kutikulare Bedeckung besondere linsenartige Verdickungen aufweist, keine besondere Bedeutung beimessen kann; um so mehr da die Retinulae bei Skorpionen und *Limulus* sehr ähnlich gebaut sind und andererseits auch im Bau der Medianaugen so auffallende Ähnlichkeit zutage tritt.

Wenn Police recht hätte und die Lateralaugen der Skorpione sich ebenso entwickelten wie die Medianaugen, im Gegensatz zu *Limulus*, so würde diese Tatsache nur so viel bedeuten, dass die Lateralaugen und die Medianaugen zusammen den Medianaugen von *Limulus* gleichzusetzen wären und dass die Lateralaugen des letzteren den Skorpionen abgehen. Trotz dieses Unterschiedes wären die Augen nur geeignet, die Verwandtschaft beider Gruppen evident zu machen, denn auch nach Police stellen die Arachnoideensehorgane einen besonderen Augentypus dar und zwar gerade wegen Eigentümlichkeiten, die auch die *Limulus*-Augen auszeichnen d. h. Gruppierung der Retinazellen in Retinulae unter einer einheitlichen Linse.

Wenn Arachnoideen eine unpaare und limuluspaarige Genitalöffnung haben, so steht dies wohl mit seiner im allgemeinen primitiveren Organisation in Zusammenhang (vgl. *Ephemeridae* und andere Insekten). Es muss auch bemerkt werden, dass das unpaare Endstück der Geschlechtswege beim Skorpionenembryo recht spät angelegt zu werden scheint.

Die Kämme der Skorpione sind wohl ebenfalls eine Modifikation der Kiemenbeine der Merostomen (Woodward 1872, Lankester 1881), welche aber in anderer Richtung gegangen ist als im Fall der Umformung zu Lungen. Und dass diese Extremität zu Tastorganen wurde und in den Dienst des Geschlechtslebens eingetreten ist, wird dadurch recht verständlich, dass die Skorpione als Landtiere eine innere Begattung erwarben welche komplizierte Einrichtungen erfordert. Nach Peach 1882 sollen übrigens bereits die Eurypteridae (*Glyptoscorpius*) Kämme (und Fußkrallen) besessen haben. Nach Laurie 1898—1899 und Pocock 1901 waren die Kämme der silurischen Skorpione vermutlich mit Kiemenlamellen versehen, wie *Limulus*-Beine, und funktionierten als Kiemen. Nach Pocock waren sie auch zweiästig.

Andererseits soll die starke Entwickelung des Genitalsegmentes und des Operculums bei den Eurypteriden (bei welchen dies zur Folge hatte, dass das 2. mesosomale Beinpaar zum Verschwinden kam) nach Laurie 1893 und Börner 1902 (p. 453) seine Parallele bei den Pedipalpen haben.

Bei den silurischen Skorpionen war nach Pocock 1901 der Sternit, welcher bei den rezenten die letzten 2 Beinpaare weit von der Medianlinie auseinanderrückt, noch nicht so weit nach vorne verlagert. Daraus wäre vielleicht zu schließen, dass bei diesen primitiven Scorpioniden auch der ganze Prozess der Verschiebung von mesosomalen Organen nach vorne, gegen Prosoma hin, nicht so weit gediehen war und demnach auch die Konzentration des Nervensystems im Cephalothorax und die ventrale embryonale Knickung noch nicht so ausgeprägt waren wie bei den rezenten (also mehr limulusähnlich).

Es sind wohl besonders die Tracheen, welche den Arachnoideen (in ihrer Gesamtheit genommen) gegenüber den Merostomen einen fremdartigen Charakterzug verleihen. Das Vorhandensein dieser Atmungsorgane stempelt ihre Besitzer zu wahren Landtieren und war Anlass, sie immer den Insekten anzureihen (wie unrichtig dies ist, haben wir oben gesehen). Die Tracheen waren in erster Linie daran schuld, dass man die Ähnlichkeit der Arachnoideen mit den Merostomen weniger betonte, als man es sonst hätte tun müssen;

obwohl vom Standpunkte der *Limulus*-Theorie das Fehlen solcher Tracheen bei den Merostomen und bei den niedersten Arachnoideen leicht erklärlich war.

Die Tracheen an und für sich können aber keineswegs eine Kluft zwischen beiden Gruppen bilden, ebensowenig wie die tracheenartigen Bildungen der Landisopoden uns veranlassen könnten, diese letzteren von den übrigen Isopoden zu trennen. Das ergibt sich noch aus dem folgenden.

Entapophysen von *Limulus*.

Die Merostomen haben, wie es scheint, nicht nur Respirationsorgane, welche den Arachnoideenlungen homolog sind, sondern sie besitzen auch Bildungen, welche den Arachnoideen die Möglichkeit gegeben haben, zu tracheenatmenden Tieren zu werden, nämlich die Entapophysen (Fig. 4). Wir können somit gewissermaßen sagen, dass schon *Limulus* die Anlagen der Tracheen besitzt — ein Umstand, welcher bis jetzt vielleicht nicht genug betont wurde. Purcell 1909 macht eine kurze Bemerkung, dass die Entapophyse von *Limulus* denen der Arachnoideen nicht homolog seien. In der Tat befestigen sich an diese Entapophysen in den beiden Gruppen verschiedene Muskeln, trotzdem die Lage der in Rede stehenden Organe (hinter den abdominalen Extremitäten) in beiden Fällen ganz ähnlich ist (vgl. Fig. 4 *ec.t* und Fig. 5 *ec.t* 8). Wenn sie demnach auch nicht streng homolog sind, so ist immerhin ihre Anwesenheit bei *Limulus* höchst bezeichnend. Auch die Tracheen der Arachnoideen sind nach Purcell möglicherweise aus verschiedenen Entapophysen entstanden (so die abdominalen und cephalothorakalen Tracheen einiger spinnenartiger Tiere) und somit können wir immerhin die *Limulus*-Entapophysen als den Tracheenanlagen gewissermaßen entsprechende Gebilde auffassen. Respektive, wir können vielleicht, um die Verwandtschaft der Arachnoideen und *Limulus* in krasser Form Ausdruck zu geben, sagen, dass auch bei *Limulus* Anlagen vorkommen, welche seine Umwandlung in einen tracheaten Landarthropoden ermöglichen würden, wenn alle anderen Verhältnisse sonst günstig wären.

VII. Unterschiede zwischen den Merostomen und Crustaceen.

Die Ähnlichkeit der Arachnoideen mit den Merostomen wird augenfälliger durch die Unterschiede, welche zwischen den Arachnoideen und Insekten vorhanden sind. Sie wird aber noch evidenter, wenn man zugleich auch die Unterschiede bedenkt, welche zwischen den Merostomen und den Crustaceen existieren. Hier wären zu nennen:

1. Die Crustaceen haben zwei Paar Antennen, niemals Cheliceren, dagegen bei den Merostomen existiert ein einziges Paar präoraler Extremitäten, welche als typische Cheliceren wie bei den Arachnoideen ausgebildet sind. Nur bei den neuentdeckten Ordnungen der *Limu-*

lara und *Aglaspina* Walcott's sind die Cheliceren durch ein Paar Antennen ersetzt.

2. Die Mundwerkzeuge der Crustaceen bestehen selbst bei den niedersten Repräsentanten aus Mandibeln und zwei Paar Maxillen, welche recht spezialisierte Mundwerkzeuge darstellen im Gegensatz zu solchen der Cheliceraten.

3. Wir finden bei Crustaceen keine solche Übereinstimmung in der Zahl der Segmente und in der Art der Regionenbildung mit den Merostomen wie zwischen *Limulus* und Arachnoideen.

4. Crustaceen haben keinen post-analen Stachel, wie *Merostomata*, *Scorpio* und *Pedipalpi*.

5. Es ist auch keine nähere Übereinstimmung in der Zahl, in dem Bau und in der Verteilung der Extremitäten auf Segmente vorhanden, wie eine solche Übereinstimmung zwischen *Limulus* und Arachnoideen existiert.

6. Crustaceen besitzen Paragnathen (Unterlippe, welche hinter den Mandibeln und vor den Maxillen liegt), welche *Limulus* abgehen.

7. Die Atmungsorgane sind anders gebaut und sind nicht so typisch auf die Segmente 8, 9, 10, 11, 12 und 13 verteilt, wie bei *Limulus* und verschiedenen Arachnoideen.

8. Crustaceen haben keine solche Anordnung der Beine um den Mund herum wie die Cheliceraten.

9. Crustaceen haben nicht das „Genitaloperculum" der Cheliceraten und ihre Geschlechtsöffnung ist nicht so übereinstimmend gelagert wie bei den Arachnoideen und *Limulus*.

10. Crustaceen und Arachnoideen zeigen nicht eine solche Ähnlichkeit in der Ausbildung des Blutgefäßsystems und des Nervensystems und der Innervierung einzelner Extremitäten wie sie zwischen *Limulus* und Arachnoideen existiert.

Die Schlundkommissur ist bei den Crustaceen sehr lang im Gegensatz zu der der Cheliceraten. Bei Cheliceraten sind die ersten Ganglienpaare des Bauchmarkes enger aneinander gelagert und bilden mit den Gehirnganglien einen engen Ring um den Ösophagus. Wenn bei gewissen Decapoden auch eine starke Konzentration stattgefunden hat, so scheint diese anderen Charakters zu sein. Das Gehirn der Crustaceen hat um einen Abschnitt mehr (Tritocerebron) im Vergleich zu dem der Cheliceraten und ist dem der Insekten ähnlicher (Viallanes 1893)

11. Die Crustaceen haben keine so typischen Chilaria wie *Limulus* sie hat. Es ist allerdings noch nicht klar, ob auch Arachnoideen etwas Entsprechendes haben, doch könnten sie vielleicht in den rudimentären Anhängen des abortiven embryonalen Segmentes wiedergefunden werden.

12. Crustaceen haben zusammengesetzte Augen, welche denen der Insekten sehr ähnlich sind, wogegen die Augen der Merostomen ganz anders gebaut sind und mit denen der Arachnoideen übereinstimmen. Auch die Verteilungsart der Augen auf dem prosomalen Schild der Merostomen findet sich bei den Arachnoideen wieder, nicht aber bei den Crustaceen.

Die Medianaugen dieser letzteren unterscheiden sich nach den neuesten Untersuchungen von Moroff 1912 ebenfalls von den Cheliceratenaugen.

13. Crustaceen haben meist schwanzlose Spermatozoiden (mit wenigen Ausnahmen); *Limulus* hat geschwänzte wie die der Skorpione.

14. Der Bau des Panzers ist bei Crustaceen und Merostomen nicht so ähnlich, wie bei den letzteren und Arachnoideen.

15. Für die Crustaceen ist ein Naupliusstadium charakteristisch und ein solches wird von *Limulus* nicht durchlaufen. Hier, wie bei den Arachnoideen ist die Entwickelung eine direkte.

16. Die Crustaceen weisen überhaupt nicht so viel ontogenetische Übereinstimmungen mit den Arachnoideen auf, wie solche *Limulus* und Arachnoideen unter sich zeigen.

Die Unterschiede also zwischen den Crustaceen und Merostomen sind größer als zwischen *Limulus* und Arachnoideen. Das ist deshalb besonders bezeichnend, weil *Limulus* doch dieselbe Lebensweise führt wie die Crustaceen und eine ganz andere als die Arachnoideen, so dass man die Ähnlichkeit mit den letzteren nicht durch Konvergenz erklären kann. Eher könnte man schon die Ähnlichkeit zwischen den Merostomen und Crustaceen, so weit sie existiert, als Konvergenz betrachten.

Allerdings haben auch die Crustaceen einige gemeinsame Züge mit den Merostomen; diese teilen sie aber dann nicht nur mit *Limulus* allein, sondern auch mit den Arachnoideen. Und das kann uns nicht wundern, denn sicher hängen die Merostomen und die Arachnoideen (also die Cheliceraten) mit den Crustaceen an der Wurzel zusammen und zwar wahrscheinlich durch Vermittlung der Trilobiten und der neu entdeckten kambrischen Merostomen.

Zu diesen Zügen, welche die Crustaceen mit *Limulus*, aber auch mit den Arachnoideen gemeinsam haben, gehören:

1. Das Endosternum, welches unter den Crustaceen bei *Apus* und Ostracoden vorkommt.

2. Die Beine, soweit sie an der Nahrungsaufnahme auch bei *Apus* teilnehmen.

3. Die grüne und Schalendrüse, welche man gewöhnlich den Coxaldrüsen der Arachnoideen an die Seite stellt.

4. Die netzartige Struktur der Gonaden findet man unter den Crustaceen bei *Apus*.

5. Scherenförmige Extremitäten sind auch bei Crustaceen weit verbreitet.

6. Die starke Entwickelung des Blutgefäßsystems ist auch bei den Crustaceen zu finden, was auch hier mit der lokalisierten Kiemenatmung zusammenhängt.

7. Die meisten Crustaceen haben mit *Limulus* das Fehlen der exkretorischen Darmanhänge gemeinsam. (Einige Crustaceen haben aber solche, ähnlich denen der Arachnoideen; also ist es kein charakteristisches gemeinsames negatives Merkmal für Crustaceen und Merostomen.)

Selbst die Spaltfüße des *Limulus*, welche (und noch mehr die der kambrischen Merostomen von Walcott) die Merostomen den Crustaceen nähern, sind möglicherweise auch bei den Arachnoideen in embryonalen Spinnwarzen (nach Jaworowsky), in Spinnwarzen von *Liphistius* und den Kämmen der silurischen Skorpione (Pocock) wiederzufinden, im letzteren Falle sogar vielleicht mit Kiemenlamellen.

Einwände gegen die *Limulus*-Theorie und Modifikation derselben.

Wenn man sich einen Überblick über die Einwände gegen die *Limulus*-Theorie verschafft, so erstaunt man, wie wenig Argumente dagegen aufgebracht werden konnten. Es ist mir nicht gelungen, so sehr ich auch danach suchte, einen einzigen, der Anatomie entnommenen Einwand gegen die *Limulus*-Theorie zu finden, welcher Geltung behalten könnte und nicht durch bereits vorhergehende oder später erschienene Arbeiten widerlegt wäre. Das gilt für die Einwände von Gerstaecker 1866—1879, Weißenborn 1886, Thorell (Thorell und Lind-ström 1885), Croneberg 1888, Ziegler 1904, Pacquard 1882[47]), Lang 1889, Schtschelkanowzew 1910, Haller 1911, 1912.

Es soll damit nicht gesagt werden, dass alle Homologien, welche man zwischen den Merostomen und Arachnoideen angeführt hat, samt und sonders über jeden Zweifel erhaben seien. Für viele Vergleiche müssen noch mehr detaillierte Untersuchungen unternommen werden, um sie vollständig zu begründen. Soviel kann man aber behaupten, dass die Homologien, welche die definitive Bestätigung noch erwarten, jedenfalls durch die Einwände, welche man ihnen entgegengestellt hat, nicht erschüttert werden konnten. Und es ist guter Grund vorhanden, zu glauben, dass künftige, detaillierte Untersuchungen nur noch erlauben werden, diese Vergleiche und Homologien weiter zu führen und zu begründen. Und die neueste embryologische Literatur ist ein Beweis hierfür.

47) Pacquard ist später (1898, 1903) ein eifriger Anhänger der *Limulus*-geworden.

Wenn man die *Limulus*-Theorie widerlegen will, so muss man jedenfalls neue Argumente auf Grund neuerer Untersuchungen vorbringen, denn die alten Argumente haben versagt.

Man findet selten, dass die *Limulus*-Theorie auf Grund breiter vergleichend-anatomischer Basis bekämpft würde; offenbar deshalb, weil die Organisation der Merostomen und der Arachnoideen so ähnlich ist, dass sie wenig Anhaltspunkte dazu bieten kann. Nur Weißenborn 1886 hat einen solchen Versuch gemacht und dieser zeigt uns wie unnatürlich die Vergleiche zwischen Insekten und Arachnoideen sind, welche man als Einwände gegen die *Limulus*-Theorie vorgebracht hat.

Für die meisten Forscher waren doch hauptsächlich die Respirationsorgane der Grund für die Zurückweisung der *Limulus*-Theorie. Die Hauptmomente dabei waren: die angebliche Schwierigkeit, sich die Umwandlung der Wasser- in die Luftatmungsorgane vorzustellen, die Schwierigkeit, das Auftreten der Tracheen bei den Arachnoideen zu erklären, die angebliche Unmöglichkeit, die Tracheen aus den Lungen abzuleiten und besonders die sich bei der Annahme der *Limulus*-Theorie ergebende Notwendigkeit, die Tracheen der Arachnoideen und der Eutracheaten polyphyletisch entstehen zu lassen. Der letztere Einwand war immer derjenige, welcher am ernstesten genommen werden musste und wird vermutlich auch in der Zukunft noch manchen (nach den neuesten embryologischen Tatsachen wohl mit Unrecht) als für die *Limulus*-Theorie hinderlich erscheinen.

Wir haben bereits oben gesehen, dass jedenfalls Versuche, die Lungen aus Tracheen (Leuckart u. a.) oder aus anderen Organen (zum Teil aus unbekannten Organen nach Dahl 1911, zum Teil aus der Beingliederung nach Kautzsch 1910, zum Teil aus Abdominalsäcken nach Wheeler 1900 und Rucker 1901, oder aus den Borstensäcken der Anneliden nach Bernard 1892—1894 abzuleiten) fehlgeschlagen haben, da sie von der Embryologie nicht bestätigt wurden.

Alle Argumente, welche man gegen die *Limulus*-Theorie vorgebracht hat, hier zu diskutieren, das wäre eine fruchtlose Aufgabe: auf viele Einwände ist bereits durch die hier zusammengestellten Tatsachen geantwortet worden, viele von ihnen werden wohl selbst von ihren Urhebern nach dem Erscheinen der letzten Arbeiten zurückgezogen werden, viele waren nur durch die unrichtigen Beschreibungen von Jaworowsky und Janeck provoziert, und endlich eine große Anzahl von Einwänden beruht einfach auf dem Umstand, dass die Literatur teils unvollständig, teils missverständlich berücksichtigt worden war

Am besten kann man diesen Einwänden begegnen, indem man den richtigen Sachverhalt aus der Literatur zusammenstellt. In

bezug auf die Respirationsorgane ist ein solcher Versuch in der vorliegenden Schrift gemacht worden, in bezug auf die übrigen Organsysteme kann es nur in einer besonderen Abhandlung geschehen.

Am interessantesten ist noch immer der Gedanke, dass womöglich nicht die Arachnoideen aus den limulusartigen Vorfahren, sondern umgekehrt, *Limulus* selbst aus den landbewohnenden Arachnoideen abzuleiten wäre: einige Arachnoideen hätten sich nach dieser Anschauung, welche von Simroth 1891, Jaworowsky 1894, Bütschli 1904 und ganz neuerdings von Montgomery 1909 verteidigt wurde, sekundär zum Landleben anpassen können, wobei ihre Lungen zu Kiemen wurden.

Betrachten wir z. B. die Argumente von Montgomery 1909.

Die Hauptstütze bilden für ihn die Resultate seiner embryologischen Arbeit, welche aber durch die Arbeiten von Simmons 1894, Purcell 1895, 1909, Wallstabe 1908, Kautzsch 1910 und Ivanič 1912 widerlegt sind. Seine theoretischen Beweise sind folgende. Man kann nach ihm *Limulus* um so eher von den Arachnoideen ableiten, als er außer den 6 Abdominalbeinen und 1 Paar von Nephridien, keine primitiven anderen Merkmale haben soll. Montgomery hat übersehen, dass außer den Beinen und Nephridien vor allem noch die Existenz der Kauladen auf sämtlichen prosomalen Beinpaaren das hohe phylogenetische Alter des *Limulus* bekundet, ein Merkmal, welches in Gemeinschaft mit seiner sonstigen Organisation seine nahe Verwandtschaft mit den Trilobiten beweist. Auch in bezug auf andere Organsysteme zeigt *Limulus* primitive Verhältnisse, z. B. in der erst beginnenden Konzentration des Nervensystems u. s. w.

Montgomery will *Limulus* aus den Arachnoideen ableiten, ohne auf seine Verwandtschaft mit Gigantostraken acht zu geben. Diese Verwandtschaft ist außerordentlich nahe, so dass nach Holm 1898 selbst kleine Details — Löcher im Panzer, kleine Anhänge der Beine — im Baue von *Limulus* und Eurypteriden übereinstimmen. Die *Synxiphosura* bilden außerdem eine Brücke zwischen den Limuliden und Eurypteriden, zugleich weisen sie aber auch auf die nahe Verwandtschaft mit den Trilobiten hin. Nach der Entdeckung der ältesten Xiphosuren (*Limulava* und *Aglaspina*) von Walcott mit ihren Antennen und sonstigen Merkmalen der Trilobiten ist die Verwandtschaft mit Trilobiten, welche bereits durch Morphologie der Merostomen und durch Ontogenie von *Limulus* wahrscheinlich war, noch evidenter geworden. Wie kann man aus dieser Gruppe nur *Limulus* herausgreifen und nur ihn durch sekundäre Anpassung an das Landleben aus den Arachnoideen entstehen lassen? Die Trilobiten wird ja doch kaum jemand aus den landlebenden Arachnoideen herleiten!

Ein anderes Argument von Montgomery: „True Araneads occured in the Carboniferous, in times as early as the first traces of *Limulus*, while terrestrial scorpions existed in the silurian," — brauchte man kaum zu diskutieren. Die Merostomen sind sehr reichhaltig im Silur; von Walcott sind jetzt „*Limulava*" auch im Cambrium gefunden worden. Wenn der heutige *Limulus* nach dem Stand unseres jetzigen Wissens auch später als die ältesten Skorpione erscheint, so ist diese Tatsache kein Einwand gegen die *Limulus*-Theorie, da niemand die Arachnoideen von *Limulus* direkt ableiten wird; das erlaubt nicht schon die im Vergleich zu *Scorpio* sehr reduzierte Zahl der Segmente von *Limulus*.

Auch ein anderes Argument von Montgomery, nämlich dass alle Arachnoideen terrestrisch sind und dies also auch für ihre Vorfahren angenommen werden müsse, ist nicht aufrecht zu erhalten. Und das unter dem anderen aus dem Grunde, weil die silurischen Skorpione (*Palaeophonus*) möglicherweise doch Wassertiere waren; nach Pocock 1901 deuten die Beine dieser Tiere, welche auch sonst im Körperbau den Merostomen näher stehen sollen, darauf hin.

Auch in dem Umstand, dass *Limulus* in seichtem Wasser vorkommt und die Eier ans Ufer ablegt, will Montgomery merkwürdigerweise den Beweis sehen, dass er von Landtieren abstamme. Diese Gewohnheiten von *Limulus* können aber offenbar nur als Beweis dienen, wie leicht die merostomenartigen Tiere zu Landtieren werden konnten. Darauf deutet auch Paläontologie hin, wie es Korschelt und Heider 1892 hervorgehoben haben. Nach Zittel (Handb. d. Paläontologie 1881—1885, Bd. II, p. 647) werden nämlich die ältesten Reste von Merostomen, die untersilurischen Gigantostraken, zusammen mit Graptolithen, Cephalopoden und Trilobiten gefunden; sie waren also offenbar typische Seebewohner. In den obersilurischen Schichten werden sie bereits in Gemeinschaft mit Phillocariden, Ostracoden und Ganoideen angetroffen, ein Umstand, welcher darauf hindeutet, dass sie nunmehr in brackischem oder gar süßem Wasser lebten. Und in der Kohlenformation werden zugleich mit den Merostomen auch Reste von Skorpionen, Landpflanzen, Süßwasseramphibien u. s. w. gefunden; folglich müssen sie in süßem (und seichtem?) Wasser gelebt haben; Korschelt und Heider 1892 werfen sogar die Frage auf, ob nicht einige Merostomen Landbewohner waren (s. auch Peach 1882).

Danach könnte *Limulus* mit seinen Gewohnheiten eher als ein lebendiges Bild eine Etappe in dieser Evolution dokumentieren, und wäre ein Seitenzweig, welcher in merkwürdiger Weise seine archaische Merostomenorganisation und seine Lebensweise unverändert bis auf unsere Tage behalten hätte.

Die nahe Verwandtschaft mit den Gigantostraken und Trilobiten ist, wie gesagt, der wichtigste Grund, dass wir *Limulus* nicht

von Landtieren ableiten können. *Limulus* geht während der Begattungszeit und während der Eiablage ins seichte Wasser und ans Ufer und kann auch in süßem Wasser der Flüsse leben. Die kambrischen Merostomen lebten offenbar auch in seichtem und in süßem oder brackischem Wasser und konnten als Schlammwühler, wie oben ausgeführt wurde, besonders leicht die Umwandlung zu Landtieren durchgemacht haben.

Im selben Sinne sprechen meiner Ansicht nach auch noch andere Umstände.

In der Ontogenie von *Limulus* treffen wir keine Andeutungen, dass er früher mehr arachnoideenartig war als jetzt, sondern wir finden umgekehrt Züge, welche auf die Trilobiten hindeuten.

Wenn wir weiter seine Kiemen von den Lungen ableiten wollen, so begegnen wir in bezug auf die Umwandlung der Lungenfalten in die Kiemenfalten denselben Schwierigkeiten wie bei der umgekehrten Herleitung. Zu diesen gesellen sich aber noch andere, welche bei der Ableitung der Arachnoideen aus den Merostomen nicht existieren. Es ist nämlich leicht, das Lungenoperculum, welches embryologisch als echte Extremität auftritt, aus dem Schwimmbeine durch Reduktion zu erklären; es wäre aber schwierig, aus dem Operculum einen funktionierenden Schwimmfuß von *Limulus* abzuleiten. Wir müssten dann annehmen, dass bei den Vorfahren der Arachnoideen die Abdominalbeine rudimentär wurden und Lungenbeine lieferten, dass aber diese letzteren, bei denjenigen Urarachnoideen, welche zu *Limulus* wurden, wieder ihre volle Entwickelung erlangt haben.

Und noch eine Überlegung hindert uns, eine terrestrische Lebensweise für die *Limulus*-Ahnen anzunehmen.

Die Arachnoideen haben nämlich als typische Landbewohner eine innere Begattung, *Limulus* hingegen hat aber als wasserbewohnendes Tier eine äußere. Wenn nun *Limulus* von den Arachnoideen abstammte, so würde er gewiss die innere Begattung der letzteren auch weiter beibehalten haben, denn diese wird durch sehr komplizierte Einrichtungen bewerkstelligt und dürfte, einmal erworben, nicht so leicht verloren gehen können.

Endlich, im Tierreich wissen wir, so wirft Montgomery ein, kein Beispiel, wo Kiemen zu Luftrespirationsorganen sich umgewandelt hätten (dieses Argument wiederholt auch Haller 1911).

Solche Beispiele haben wir aber in den Landisopoden; außerdem könnte das Fehlen einer vielmaligen Umwandlung kein Argument gegen eine einmalige sein.

Hier müssen auch die Einwände von Haller 1911 der Vollständigkeit halber geprüft werden und namentlich deshalb, weil sie ganz neuen Datums sind und noch keine Kritik gefunden haben. Doch ist es keine angenehme Aufgabe: das Unzutreffende aller seiner Behauptungen ist so klar, dass ihre Widerlegung als eine höchst langweilige Arbeit erscheint.

Er glaubt die *Limulus*-Theorie widerlegt zu haben 1. auf Grund seiner Untersuchungen an dem Bau der Spinnentracheen, deren Ergebnisse einen äußerst zweifelhaften Wert haben und selbst wenn sie richtig wären, nicht das beweisen können, was Haller beweisen will, 2. auf Grund der Literaturübersicht, wobei die Literatur von ihm höchst mangelhaft studiert wurde: die meisten Arbeiten hat er vollkommen missverstanden und viele wichtige Arbeiten nicht einmal erwähnt.

Haller will bei den Spinnen 2 Paar Tracheen unterscheiden, die miteinander nichts Gemeinsames haben würden: „Vordertracheen", deren Stigmen sich unmittelbar hinter den Lungen befinden, und „Hinter- oder Analtracheen", welche ganz am Hinterende des Abdomens ausmünden — eine Auffassung, welche Leuckart vertrat. Alle späteren Forscher, so namentlich Bertkau 1872, Lamy 1902, Purcell 1909, 1910 sind durch äußerst umfassende vergleichend-anatomische, Purcell außerdem (dann auch Kautzsch 1910) durch embryologische zu der Überzeugung gekommen, dass es ein und dasselbe Paar von Tracheen ist und dass seine kaudale Lage bei einigen Arachnomorphen nur durch sekundäre Verlagerung erreicht wurde. Haller will diese Argumente nicht einmal erwähnen, resp. kennt er die so überaus wichtige Arbeit von Purcell 1910 und die Arbeit von Kautzsch 1910 gar nicht.

Er glaubt das Vorhandensein von den 3 Tracheenpaaren (1 Paar von „Fächertracheen", d. h. Lungen, und 2 Paaren von Röhrentracheen) dadurch bewiesen zu haben, dass bei einigen Spinnen mit „Analtracheen" (*Lycosa, Clubiona, Epeira, Meta, Agriope, Thomisiden*) außer diesen und den Lungen noch Rudimente von „Vordertracheen" in Form eines Querkanals vorkommen. Die Stigmen dieser Tracheen sollen in unmittelbarer Nähe der Lungenstigmen gelegen sein. „Es befindet sich da ein Querkanal in gleicher Ebene mit der Lungenmündung, der zwischen dem Darm und der Leber und dem einheitlich gewordenen Genitalgang gelegen ist. Jedesmal öffnet sich dieser Querkanal in gleicher Höhe mit der Lungenmündung mit einem äußerlich nur selten wahrnehmbaren Stigma nach außen. Es treten aber nie Äste, welcher Art sie auch immer sein mögen, von diesem Querkanal ab . . ." (p. 33). Als Beweis dafür, dass es eine Trachee ist, wird nur die Tatsache angeführt, dass in diesem Querkanal kutikulare Bildungen vorkommen, wie in den Hauptröhren der Vordertracheen von *Dysdera*.

Nun ist es aber höchstwahrscheinlich, dass das, was Haller für Tracheenrudimente hält, nichts anderes ist als der Querkanal, welcher die beiden Lungenvorräume miteinander verbindet. Es ist der Querkanal, welchen schon Treviranus 1812 (teste Purcell 1909), MacLeod 1884, Berteaux 1889 und besonders eingehend Purcell 1909 beschrieben haben, wobei von diesen zwei letzteren Forschern dieser Kanal gerade bei den Formen, welche auch Haller erwähnt (*Epeira, Clubiona, Lycosa*), konstatiert wurde (vgl. auch Textfig. 6, A u. B von Haller und Fig. 23 b, Taf. 5 und andere von Purcell).

Auf Grund dieser einzigen Tatsache — der Lage der Stigmen — teilt Haller die Spinnen in „Protracheata" und „Opisthotracheata", die üblichen Klassifikationen umstürzend, ein.

Bei *Trombidium* unter den Acarinen sollen Vorder- und Analtracheen gleichzeitig existieren und nach Haller „liegt in *Trombidium* somit ein Bindeglied zwischen Opistho- und Prostigmata vor. Der Gedanke aber, daß man bei dem Vergleich der Tracheen untereinander auf ihre (durch Embryologie festzustellende) Zugehörigkeit zu bestimmten Segmenten achten muss, ist Haller vollkommen fremd. Viele Forscher und neuerdings Reuter 1909, dessen Arbeit Haller nicht kennt, betrachten außerdem die Tracheen der Acariden (mit Ausnahme der Notostigmata) als dem Prosoma zugehörig und den opisthosomalen Tracheen der Arachnoideen als nicht homolog.

Angenommen aber — so wird wohl der erstaunte Leser fragen —, dass bei den Arachnoideen nicht zwei Stigmenpaare, wie es embryologische Arbeiten be-

weisen, sondern 3 Paare existieren, wie kann dieser Umstand die Abstammung der Lungen aus den Tracheen beweisen, resp. die Abstammung der Tracheen aus den Lungen und die der Lungen aus den Kiemen widerlegen? Als Beweise werden folgende phylogenetische Betrachtungen angeführt: „Der Leuckart'schen Ableitung stehen die Tatsachen zur Verfügung, dass ein Tracheensystem gleich von Anfang an bei den Arachnoideen vorhanden ist, indessen die Ray-Lankester'sche diese erst sekundär entstehen lassen muss, eine Voraussetzung, die durch gar nichts Positives gestützt wird" (p. 47). Haller entgeht wohl, dass bei der ersten Leuckart'schen Auffassung eine andere mindestens ebenso große Schwierigkeit vorliegt, nämlich die Notwendigkeit, diesmal die Lungen erst sekundär entstehen zu lassen.) Oder folgende Betrachtungen: „Nehmen wir an, dass die Skorpionen mit 4 Stigmenpaaren — aber auch ihre Segmentation beweist ja das, die ältesten rezenten Arachnoideen sind, so müssen wir folgerichtig entweder zugeben, dass die 4 Paar Lungen dieser Formen aus Tracheen hervorgegangen sind oder dass im besten Falle nur 2 Lungenpaare auf die anderen Arachnoideen vererbt, die anderen aber zu Tracheen sich umgewandelt haben, denn die Scorpioniden sollen doch von limulusartigen Formen abstammen. Das wäre aber eine sehr verhängnisvolle Folgerung für die *Limulus*-Theorie im alten Sinne, in welchem der Paläostrake als Stammform hingestellt wird." Es muss schon dem Leser überlassen werden, diese Auseinandersetzungen zu enträtseln.

Wenn die Lungen aus den Tracheen abzuleiten wären, so müssten dann *Caponia*, welche nur Tracheen besitzt, die primitivste unter allen Spinnen sein, primitiver als *Liphistius*. Und wenn Haller auch in der Tat zu der Ansicht neigt, dass *Caponia* an die Wurzel des Stammbaumes der Spinnen gestellt werden kann, so steht die Annahme, dass die Tracheen phylogenetisch älter sind, doch im Widerspruch mit seiner eigenen Auffassung der Scorpioniden als der primitivsten aller Arachnoideen.

Wenn Haller zur Bekräftigung seiner Auffassungen auf andere Forscher sich stützt, so kann er es nur tun, weil die betreffenden Arbeiten von ihm höchst oberflächlich studiert wurden.

So stützt er sich auf die embryologischen Angaben von Jaworowsky und Schimkewitsch, ohne bemerkt zu haben, dass die Angaben des ersteren längst von Purcell, Kautzsch widerlegt sind (die Arbeit von Kautzsch ist ihm übrigens gar nicht bekannt) und ohne zu bemerken, dass Schimkewitsch 1906 mit voller Absicht von den Anschauungen Jaworowsky's abrückt.

Wie mangelhaft von ihm die Arbeiten, auf welche er sich beruft, studiert worden sind, das beweist folgender Passus (p. 5): „Das Ergebnis, zu dem Purcell gelangt, ist, dass die Spinnen von viellungigen Formen abstammen, von welchen beiden Lungenreihen sich aber nur im 8. oder 9. postoralen, sowie im allerletzten Segmente, also im analsten, im ganzen drei Lungenpaare sich[48]) erhalten, indessen die übrigen nur durch die bekannten, paarweise am Abdomen sich findenden Muskelinsertionsstellen noch markiert sind[49]). Von den 3 erhalten gebliebenen Lungenpaaren bestehen 2 Paare aus Lungen bei den Mygalomorphen, aber nur 1 Paar bei den Arachnomorphen, indessen bei diesen die 2 letzten Paare zu Tracheen wurden."

Dass die Tracheen aus zwei selbständigen Teilen bestehen, aus dem medianen Stamm — Homologon der Entapophyse und aus dem lateralen, von welchen nur die letztere (nicht aber die Entapophyse) mit der Lunge homologisiert werden kann, — diese wichtigsten Ergebnisse der Arbeit Purcell's hat somit Haller gar nicht verstanden. Man braucht weiter kaum zu bemerken, dass im „analsten" Segmente von Purcell keine Lungen und im ganzen überhaupt nur 2 Lungenpaare gefunden worden sind.

48) Im Original.

49) Von mir unterstrichen.

Auch Lamy unterschiebt er mit Unrecht die Meinung, dass die Lungen aus den Tracheen hervorgegangen seien. Das kann er nur tun, weil er einen Satz aus Lamy's Arbeit herausgegriffen hat, ohne den nächstfolgenden gelesen zu haben.

Von Haller's Arbeit 1912 braucht nur folgendes gesagt zu werden. Das Zentralnervensystem vom Skorpion ist von ihm vollkommen unrichtig wiedergegeben, weil seine eigenen Untersuchungen äußerst oberflächlich sind (er hat nicht einmal das Chelicerenganglion und Chelicerennerv gesehen) und weil die Literatur von ihm nicht berücksichtigt wurde (weder die Arbeit von Brauer 1895, noch die Arbeiten von Sain-Remy 1887, von Patten 1890, 1893, von Police 1900, McClendon 1904).

Auch sind seine Vorstellungen über das Nervensystem von *Limulus* vollkommen aus der Luft gegriffen, da er den Untersuchungen von Milne-Edwards 1873, Patten 1893, Patten und Redenbaugh 1900 keine Aufmerksamkeit schenkt und auch die Arbeit von Viallanes 1893 nicht näher studiert hat.

Deshalb sind alle seine Vergleiche des Nervensystems von *Scorpio* und *Limulus* wertlos und so sind natürlich auch Schlüsse welche er daraus zieht; dasselbe gilt auch für seinen Vergleich der Arachnoideenoberlippe mit den Antennen von Insekten (auch ein Argument gegen die *Limulus*-Theorie).

Nach Haller kann man die Skorpione vom *Limulus* (!) deshalb nicht ableiten, weil das Gehirn des letzteren stark entwickelte Globuli hat. Die Hämologie dieses Gehirnteiles in beiden Gruppen muss aber erst durch erneuerte Untersuchungen festgestellt werden. Es ist auch fraglich, ob diese „pilzförmigen Körper" beim Skorpion so schwach entwickelt sind, wie es Haller meint; aus der Arbeit von Saint-Remy, welche Haller merkwürdigerweise nicht kennt, geht es nicht hervor.

Und selbst wenn gewisse Hirnteile von *Limulus* stärker als bei den Skorpionen entwickelt sein sollten, so wäre es kein Argument gegen die *Limulus*-Theorie, denn niemand will ja die Arachnoideen von *Limulus* direkt ableiten. *Limulus* hat so viele geologische Perioden überlebt, dass er kaum in allen seinen Organisationsmerkmalen so unverändert geblieben sein könnte, wie er es allerdings in seiner äußeren Organisation zu zeigen scheint. Wie gewaltig das Gehirn innerhalb einer Tiergruppe während der Evolution derselben sich entwickeln kann, das beweisen uns die eocänen Säugetiere. Andererseits haben die Haifische ein recht stark entwickeltes Gehirn, wenn man es mit dem Gehirn der anderen Fische vergleicht, und erscheinen trotzdem in sonstigen Merkmalen recht primitiv.

Übrigens scheint die Lebensweise von *Limulus* und sein Benehmen in der Gefangenschaft (Viallanes 1893) darauf hinzudeuten, dass sein Intellekt, wohl seiner ganzen Organisation entsprechend, auf einer sehr niedrigen Stufe steht.

(Schluss folgt.)

Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphnienauges für ultraviolette Strahlen.

Von Dr. M. A. van Herwerden.
(Aus dem physiolog. Laboratorium der Universität Utrecht.)

In einer seit 4 Jahren in meinem Laboratoriumzimmer gezüchteten Kultur von *Daphnia pulex* befand sich diesen Herbst ein parthenogenetisches Weibchen, welchem das Auge vollständig fehlte. Der Sehnerv hatte seine normale Lage, vom großen pigmentierten Auge war aber keine Spur zu entdecken. Ob dieser Defekt während des Lebens erworben oder angeboren war, konnte nicht nachgeforscht werden, weil das Weibchen, als es schon zur Eibildung fortgeschritten war, zum ersten Male von mir beobachtet wurde. Nach-

dem mehrere Male normale parthenogenetische Jungen von dieser *Daphnia* abgesetzt waren und sie sich, was ihre Bewegungen und ihre Nahrungsaufnahme betraf, äußerlich in nichts von ihren Genossen unterschied, habe ich mir die Frage vorgelegt, ob dieses übrigens gesunde Exemplar für irgendwelche experimentelle Untersuchung über die Gesichtsfunktion der Daphniden zu verwenden sei.

J. Loeb[1]) hat die Aufmerksamkeit auf das Verhalten der Daphnien im ultravioletten Lichte der Heraeus-Quecksilberlampe gerichtet und später ist sein Befund, dass diese Süßwassercrustaceen eine deutliche negative Phototaxis aufweisen, von A. Moore[2]) bestätigt worden. Dass es besonders die sehr kurzwelligen Strahlen sind, welche diese Fluchtbewegung der Daphnien erwecken, geht hervor aus der Aufhebung oder der starken Verminderung der negativen Phototaxis beim Hervorschieben einer Glasplatte, welche, wie Moore nachwies, die Strahlen, deren Wellenlänge 334,1 $\mu\mu$ übertrifft, absorbiert.

Wie verhält sich nun die blinde *Daphnia* diesen ultravioletten Strahlen gegenüber? Führt auch sie die Fluchtbewegung aus, so muss für die kurzwelligen Strahlen irgendwelches anderes Perzeptionsorgan als das Auge bestehen. Ist dagegen bei der blinden sich normal bewegenden *Daphnia* von einer negativen Phototaxis nicht die Rede, während bei einer Kontrollkultur unter denselben Umständen ausnahmslos die Fluchtbewegung von den kurzwelligen Strahlen hervorgerufen wird, so spricht dies für die Annahme, dass das Daphnienauge diesen Strahlen gegenüber eine Perzeptionsfähigkeit hat, welche dem menschlichen Auge abgeht.

Es wurde bei meinen Versuchen ein bodenloses kleines Zylinderglas mittels Siegellackes mit einer dünnen Quarzplatte verkittet, das Glas mit Wasser gefüllt, mehrere normale Daphnien hineingebracht und das auf einen Holzblock gebundene Glas nach Korkverschluss horizontal in eine Klemme gestellt. Die Heraeus-Quecksilberlampe wurde mit einem Papierkasten überdeckt, welcher an der Seite der kräftigsten Strahlenquelle ein rundes Loch führte, durch welches die Strahlen den Inhalt des horizontal gestellten Zylinderglases durch die Quarzplatte hindurch erreichten. Oberhalb des Zylinderglases war zur Beobachtung der Tiere im übrigens dunkeln Zimmer eine elektrische Lampe aufgestellt, welche ganz gleichmäßig das kleine Glas beleuchtete. Beim Anfang der Versuche war eine Pappscheibe vor der Öffnung des Kastens gestellt. Sobald sich nun einige der anfangs ziemlich regelmäßig über das Zylinderglas verbreiteten Daphnien in der direkten Nähe der Quarzplatte befanden, wurde schnell die Scheibe fortgezogen, was — falls das

1) Pflüger's Archiv Bd. 115, 1906, S. 564.
2) The journal of exp. Zoolog., vol. 13, 1912, p. 573.

Glas sich in sehr kurzer Entfernung der Öffnung befand (ungefähr 10 cm von der ultravioletten Lichtquelle entfernt) — innerhalb einiger Sekunden eine Fluchtbewegung der Daphnien zur Folge hatte. Während die Daphnien anfänglich in der mittleren Höhe des ganz mit Wasser gefüllten, horizontal gestellten Zylinderglases ihre bekannten horizontal-vertikal verlaufenden Schwebebewegungen ausführten, sah man sie beim Anfang des Versuches sich augenblicklich zum Boden begeben — wo der innere Ring des Siegellackes, welcher sich bei der Verkittung der Quarzplatte gebildet hatte, vermutlich einen Teil der Strahlen zurückhielt — und alsbald von dort aus die Fluchtbewegung ausführen. Dieser negative Phototropismus war bei allen von mir untersuchten Exemplaren nachzuweisen, individuell verschieden was die Intensität und den Moment des Eintretens der Reaktion betrifft; sie fehlte aber bei keinem einzigen Exemplare.

Sobald man nun eine Glasplatte der Öffnung vorschob, war der negative Phototropismus vollständig aufgehoben, oder, wie es sich in einem der Versuche herausstellte, sehr bedeutend reduziert. Dasselbe hat auch Moore beschrieben. Es konnte vorkommen, dass einzelne Exemplare in der Nähe der Quarzplatte sich allmählich von der Lichtquelle entfernten; von einem zu Boden sinken und einer schnellen nachfolgenden Fluchtbewegung war aber nie die Rede. Eine Bestätigung also von Moore's Versuche, dass nur die sehr kurzwelligen Strahlen in dieser Richtung wirksam sind.

Nachdem drei Vorversuche mit normalen Daphnien mit immer positivem Befund angestellt waren, habe ich die obengenannte blinde *Daphnia* mit zwei ihrer eigenen normalen Jungen untersucht. Das Zylinderglas befand sich an derselben Stelle und der Versuch wurde unter denselben oben beschriebenen Umständen unmittelbar im Anschluss an den vorigen Versuchen, ohne dass die Quecksilberlampe inmittels ausgeschaltet war, angestellt. In der Nähe der Quarzplatte angelangt, wurde diese *Daphnia* den ultravioletten Strahlen ausgesetzt, was sie absolut nicht zu einem negativen Phototropismus veranlasste. Im Gegenteil setzte sie ihre auf- und abgehenden Bewegungen, kaum 3 mm vom Quarzglas entfernt, während der ganzen Beobachtung fort; eine Fluchtbewegung trat nicht ein. Die beiden normalen Jungen dieser blinden *Daphnia* zeigten zu gleicher Zeit einen deutlichen negativen Phototropismus. Eine Wiederholung des Versuches am selben Nachmittag ergab das gleiche Resultat.

Wird jetzt dieser Befund bei anderen blinden Daphnien bestätigt? Die Möglichkeit, bald wieder in meiner Zimmerkultur eine augenlose Daphnie anzutreffen, war äußerst gering; war es doch zum ersten Male, dass in meinen wöchentlich untersuchten Kulturen seit 4 Jahren dies einzelne Exemplar aufgefunden wurde. Ich habe deswegen versucht, experimentell das Auge bei gesunden Daphnien zu beschädigen. Nach vielen Fehlversuchen ist es mir gelungen,

mit einer feinen glühendheißen Stahlnadel unter dem Mikroskop das Daphnienauge zu zerstören. Das Tier soll sich absolut ruhig verhalten, damit man nicht andere lebenswichtige Organe schädigt; darum ist es vorteilhaft, den Wassertropfen, in welchem die *Daphnia* auf das Objektglas gelegt wird, soviel wie möglich zu entfernen. Abwehrbewegungen mit den vorderen Antennen beim Annähern der heißen Nadel lassen den Versuch öfters misslingen, weil die Gefahr besteht, dass eine der Antennen verbrennt, wodurch die normalen Bewegungen der Daphnie aufgehoben werden und diese für die phototaktischen Versuche unbrauchbar wird.

Sobald die heiße Nadel durch die feine Schale hindurch mit dem Auge in Berührung war, hörte augenblicklich die sonst konstant sichtbare Augenbewegung vollständig auf. Vier solcher Exemplare habe ich 24 Stunden nach erfolgter Augenzerstörung für eine Untersuchung im ultravioletten Lichte benutzt. Ihre Körperbewegung, nach der Operation zeitlich erschwächt, war wieder ganz lebhaft geworden, die Herzwirkung war normal, der Darm in normaler Weise mit Algen gefüllt. In einem Exemplar war das Pigment des Auges teilweise in Bröckchen zerfallen, bei den anderen war nur die Bewegung des Auges gänzlich aufgehoben und hatte sich vor dem Auge ein ausgedehntes Leucocyten-Infiltrat gebildet. Diese vier übrigens also gesund aussehenden, künstlich blind gemachten Exemplare verhielten sich den ultravioletten Strahlen der Heraeus-Quecksilberlampe gegenüber absolut in derselben Weise, wie ich es für die blinde *Daphnia*, die sich spontan in der Kultur vorfand, nachgewiesen habe. Sie verblieben in der direkten Nähe der Quarzplatte; keines dieser Exemplare verhielt sich negativ-phototaktisch. Eine normale Kontrollkultur zeigte auch diesmal augenblicklich die Fluchtbewegung, wie ich sie oben beschrieben habe. Es wurden beide Versuche am selben Nachmittag ein zweites Mal wiederholt.

Für weitere Untersuchungen sind die mit ultravioletem Licht bestrahlten Daphnien nicht mehr geeignet. Sowohl die normalen wie die blinden Exemplare gehen innerhalb 24 Stunden nach dem Versuche zugrunde; die Herzbewegung wird allmählich schwächer, die Nahrungsaufnahme wird stark vermindert. Bei dem in der Kultur blind aufgefundenen Exemplar haben die bei der Bestrahlung schon im Brutraum anwesenden jungen Embryonen sich noch mehrere Stunden weiter entwickelt, bis sie mit dem Absterben der Mutter zugrunde gingen.

Ich meine, dass die Resultate meiner Versuche einen genügenden Beweis liefern für die Annahme, dass das Daphnienauge im Gegensatze zum menschlichen Auge ultraviolette Strahlen zu perzipieren vermag.

Fr. W. Neger. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie).

775 S. mit 315 Abb., Stuttgart 1913. Verl. von Ferd. Enke.

Ein eigentliches Handbuch der Pflanzenökologie fehlt uns noch immer, obgleich eine Zusammenstellung des umfangreichen und zerstreuten Tatsachenmaterials eine dankenswerte Aufgabe wäre. Das vorliegende Werk kommt von den gerade in letzter Zeit häufiger erschienenen einschlägigen Bearbeitungen dieser Idee noch am nächsten. Es stellt mit vollem Recht die durch Versuche erhärteten Tatsachen in den Vordergrund und deckt gleichzeitig die zahlreichen Lücken auf. Dadurch wird es zweifellos außerordentlich anregend wirken, denn gerade das Grenzgebiet zwischen Physiologie und Ökologie dürfte das Arbeitsfeld der Zukunft sein.

Um sein Ziel zu erreichen, führt der Verfasser nach einem Kapitel über „die Theorie der Anpassung" die einzelnen Lebensfaktoren Wärme, Licht, Wasser, Substrat und die durch sie bedingten Anpassungen der Reihe nach vor, dann die Einrichtungen zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit, die sozialen Anpassungen und die Anpassungen zur Erhaltung der Art. Den Beschluss macht ein Kapitel über das Reizempfindungsvermögen der Pflanzen.

Im ganzen dürfte die Behandlung des Stoffes genügen, die Zitierung der Literatur trotz ihrer Ungleichheit immerhin genug Anhaltspunkte bieten. Am wenigsten kann sich der Ref. mit dem ersten und letzten Kapitel einverstanden erklären. Hier sind auch die Irrtümer zahlreicher als sonst. So soll z. B. Erasmus Darwin der Vater von Charles Darwin sein, Lamarck soll der Selektion eine bedeutende Rolle einräumen. Rhododendronblätter, Pinusnadeln und Polytrichumblätter werden nyctinastisch genannt, den Wurzeln wird mit wenigen Ausnahmen negativer Heliotropismus zugeschrieben. Kein Organismus soll sich dem Schwerkraftreize entziehen können. Es wird von „Otolithenstärke" gesprochen! Bei der Behandlung der Reizbarkeit tritt die Diskussion über die Sinnesorgane stark in den Vordergrund, obgleich diese mit Ökologie weniger zu tun haben als vieles andere, was unerwähnt bleibt. Auch ist *Posidonia* keine Graminee und die Birke entbehrt nicht der Borke. Auf S. 367 sind nicht Bananen, sondern Ravenalapflanzen abgebildet.

Solche Schwächen sind vielleicht in einem derartig umfassenden Buche schwer zu vermeiden; doch vermindern sie leider den Nutzen. Hoffentlich kommt bald eine neue Auflage zustande, in der sich die angeführten und andere Mängel ausmerzen ließen. Denn der Grundstock scheint den Ref. sehr gut und manche Kapitel außerordentlich anregend.

Ernst G. Pringsheim.

O. Tunmann. Pflanzenmikrochemie.

631 S., 137 Abb. Berlin 1913.

Gegenüber dem in dieser Zeitschrift schon besprochenen Buche von Molisch besitzt das vorliegende, trotzdem die Umgrenzung des Inhaltes ungefähr dieselbe ist, doch einen eigenen Charakter, der sich auch in dem größeren Umfange ausdrückt. Man könnte sagen, es stehe einem Lehrbuche ein Handbuch gegenüber. Entsprechend dem Arbeitsgebiete des Verf. dürfte das Tunmann'sche Buch sich zunächst bei der Untersuchung von Droguen u. dergl. bewähren. Ebenso groß oder noch größer kann seine Bedeutung bei der Vertiefung systematisch-anatomischer und physiologisch-anatomischer Forschung werden, während man dem Anfänger lieber das Molisch'sche Buch in die Hand geben wird, weil es sich durch größere Einfachheit und Klarheit auszeichnet. Für beide Bücher müssen wir den Verfassern sehr dankbar sein.

In einem allgemeinen Teil unterrichtet Tunmann den Leser über das Methodische, Untersuchungsmaterial, Präparation, Reagentien, Mikrosublimation, Aufhellungsmittel u. dergl., Mikrosomtechnik, Optik, Maßmethoden, Dauerpräparate. In allen diesen Kapiteln findet man eine Menge praktische Winke, die ersichtlich auf eigenen Erfahrungen des Verf. beruhen.

Der spezielle Teil behandelt erst die anorganischen, dann die organischen Stoffe und ihren Nachweis in pflanzlichen Geweben und Zellen. Die von den einzelnen Autoren angegebenen Methoden werden unter ausführlicher Zitierung der Literatur beschrieben und meist die besten auf Grund von Nachuntersuchungen besonders empfohlen. Bei Besprechung des Protoplasmas und seiner Einschlüsse sowie der Zellwände werden auch die Färbungen angegeben, die bei Dauerpräparaten eine Unterscheidung der chemisch differenten Bestandteile erlauben. Man kann auf diese Weise sehr geeignete Präparate für die Vorlesung erzielen, während man für die Forschungsarbeit sich mit der spezifischen Speicherung von Farbstoffen nie zufrieden geben, sondern stets die eigentlichen mikrochemischen Reaktionen anwenden sollte.

Die Fülle des Inhalts wird erst der zu würdigen wissen, der bisher ein solches Nachschlagebuch vermisste und nun alles so schön zusammen findet. **Ernst G. Pringsheim.**

Kurt Gohlke: Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche.

Fr. Grub. Stuttgart u. Berlin 1913. 190 S.

Die mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften zu Berlin gedruckte Monographie bringt eine Einleitung über die Geschichte der Eiweißdifferenzierungsverfahren, insbesondere in ihrer

Anwendung auf die Botanik, eine ausführliche Darstellung der verschiedenen vorgeschlagenen Methoden und ihrer Technik, dann auf über 100 Seiten die Versuchsergebnisse, die mit Antiserum gegen je einen Vertreter folgender 11 Familien: Umbelliferen, Cruciferen, Papaveraceen, Compositen, Cucurbitaceen, Rosaceen, Papilionaceen, Sabiaten, Juglandaceen, Cannabaceen, Betulaceen und Extrakten aus mehr als 1000 Phanerogamen gewonnen wurden und endlich eine Zusammenfassung und ein Literaturverzeichnis von 160 Nummern.

Die vom Verf. hauptsächlich angewendete Methode bezeichnet er als die Konglutination. Sie gehört zu den verwickelteren und theoretisch noch wenig aufgeklärten Methoden der Immunitätsforschung, und beruht auf dem eigentümlichen Vermögen von frischem Rinderserum, Aufschwemmungen von roten Blutkörperchen oder Bakterien, aber auch sehr feine Suspensionen von Eiweißkörpern auszuflocken. Und zwar ist dies Vermögen durch zwei Substanzen bedingt, durch das leicht zerstörbare Komplement (das durch Zusatz eines frischen Serums einer anderen Tierart wieder ergänzt werden kann) und durch eine dem Rinderserum eigentümliche Substanz die „colloïde des bœufs“ benannt worden ist. Dies Konglutinationsvermögen des Rinderserums ist aber keine spezifische Immunitätsreaktion, sondern erstreckt sich auf die obengenannten Substanzen verschiedener Herkunft; deshalb hat man auch für diese Ausfällung von Blutkörperchen- und Bakteriensuspensionen die Bezeichnung Konglutination, zum Unterschied von der im Effekt ganz gleichartigen, aber auf spezifischen, nur durch Impfungen erzeugten Antikörpern beruhenden Agglutination gewählt. Im vorliegenden Fall aber lässt man das frische Rinderserum konglutinierend wirken auf ein Gemisch von Eiweißextrakt aus Pflanzenteilen und dem Blutserum eines Tieres, das mit solchem Extrakt vorbehandelt war. In solchen Gemischen kommt es, wenn spezifische Antikörper vorhanden sind und der Extrakt genügend konzentriert ist, zur Ausflockung kolloidaler Eiweißkörper, zur Präzipitation; der Zusatz des Rinderserums aber steigert diese Wirkung und flockt die sonst sehr fein verteilten Präzipitate gröber aus. Er macht also die Präzipitationsmethode viel empfindlicher; doch erscheint es dem Ref. nicht ganz richtig, wenn der Verf. die technisch freilich ziemlich verschiedenen Methoden, die er beide angewendet hat, als zwei durchaus verschiedene Reaktionen, von denen die eine die andere bestätige, darstellt.

Wichtig ist nur, dass die ebenso sorgfältigen wie ausgedehnten Untersuchungen des Verf. ihn zu folgendem Urteil über die Präzipitation und ihre Kombination mit der Konglutination geführt haben: es ergaben sich keinerlei Ausnahmen (negative Reaktionen), wenn die Verwandtschaft der Gruppen unzweifelhaft war, d. h. wenn die Pflanze, aus der der Extrakt stammte, zu der gleichen, oder einer näher verwandten Familie gehörte wie die Pflanze, mit deren Extrakt das Antiserum gewonnen war. Selbst wenn die im Versuch verwendeten Lösungen sehr wenig Eiweiß enthielten, waren

stets positive Reaktionen zu verzeichnen gegen ein Antiserum aus der gleichen Familie. Auf der anderen Seite fielen die Reaktionen nie positiv aus bei Kombinationen zwischen zwei unzweifelhaft nicht verwandten Gruppen; ebenso waren die Kontrollproben mit normalem Kaninchenserum immer negativ. Und endlich ergab sich immer ein reziprokes Verhalten: wenn das Innenserum gegen ein Glied der einen Familie auch Extrakte einer Pflanze aus einer zweiten Familie ausflockte, dann tat das umgekehrt auch ein Immunserum gegen die zweite Familie Extrakte von Gliedern der ersten Familie. So ergaben die Immunsera gegen *Juglans regia*, *Corylus* und *Cannabis* alle drei auch positive Reaktionen mit Extrakten aus den beiden anderen Familien. Umgekehrt hatte unerwarteterweise das Cruciferenserum nicht mit Papaveraceen reagiert — ebensowenig ergab ein Papaver-Immunserum Flockung mit irgendeinem Coniferenextrakt.

Endlich fand der Verf. auch in vielen Fällen, wie Nuttall bei seinen Präzipitationsversuchen mit Tierseren, dass die Stärke der Reaktion dem Grade der Verwandtschaft entspricht. Die Ausnahmen von dieser Regel führt er auf einen Mangel der Technik zurück: nämlich dass er bei seinen Untersuchungen den Eiweißgehalt der Extrakte nicht genauer bestimmte und sie nicht auf etwa gleichen Gehalt an Eiweiß einstellte. Im technischen Teil ist auch diese Verbesserung der Methode behandelt und der Verf. kündigt weitere Untersuchungen aus dem botanischen Institut in Königsberg an, die mit diesem verbesserten Verfahren angestellt werden.

Aus der ganzen Arbeit geht hervor, dass die Methoden der biologischen Immunitätsreaktionen auch für die deszendenztheoretischen Aufgaben der Botanik fruchtbar gemacht werden können — eine Frage, die bisher infolge widersprechender Befunde der ersten Autoren noch nicht geklärt war. Das Büchlein ist auch geeignet, die Botaniker in die Technik dieser Untersuchungsmethoden, besonders zur Gewinnung der spezifischen Antisera, einzuführen; es behandelt auch in genügend orientierender Weise jene Immunitätsreaktionen, die auf ganz andern Prinzipien beruhen, als die vom Verf. verwendeten, und die daher zu Kontrolluntersuchungen und zur Ergänzung von diesen geeignet sind; es ist also zur Einführung in diese Arbeitsmethode sehr geeignet, ebenso wie es es alles, bisher mit ihr erworbene Material zusammenfasst.

W. Rosenthal (Göttingen).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. **20. April 1914.** **№ 4.**

Inhalt: **Kassianow**, Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*Theorie) (Schluss). — **Martin**, A Note on the Occurrence of Nematocysts and Similar Structures in the Various Groups of the Animal Kingdom. — Dietze, Biologie der Eupithecien. — Strasburger, Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre, und Benecke, Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Pflanzen. — Willstätter und Stoll, Untersuchungen über das Chlorophyll. — v. Bechterew, Objektive Psychologie oder Psychoreflexologie. — v. Wasielewski, Wülker und v. Schuckmann, Pathogene tierische Parasiten. — Berichtigung.

Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

(Schluss.)

IX. Systematische Stellung der Merostomen und Arachnoideen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Arachnoideen und Merostomen auch im System nebeneinander gestellt werden müssen, wie es zuerst von Straus-Dürckheim 1829[50]) und 1843 befürwortet worden ist; dann weiter von van Beneden 1872, 1882, Huxley[51]), Lankester 1877, 1881—1904, Kingsley 1885, 1893, 1894, 1897, Oudemans 1885, Viallanes 1892(93), Laurie 1893, Heymons 1901, Börner, 1901, 1902, Pacquard 1903 etc.

Doch gegen diese Vereinigung haben nicht nur Gegner der *Limulus*-Theorie Einspruch erhoben, sondern auch einige Forscher, welche dieser Theorie sonst volle Anerkennung gezollt haben, so z. B. Milne-Edwards 1873, Claus 1886—1887, Korschelt und Heider 1892, Wagner 1894.

50) Siehe Straus-Dürckheim 1843, Vol. I, p. 13. Mir war diese Arbeit von Straus-Dürckheim aus dem Jahre 1829 nicht zugänglich.

51) Teste Gerstaecker, Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs.

Vom historischen Standpunkte aus wird es interessant sein, hier die Gründe anzuführen, welche Milne-Edwards — einen Forscher, welcher durch seine Untersuchungen an *Limulus* so vieles für die Begründung der *Limulus*-Theorie beigetragen hat — von der näheren Vereinigung der Merostomen und Arachnoideen abgehalten haben. Das waren nämlich die Vorstellungen,

1. dass das Nervensystem der Arachnoideen nicht aus einer doppelten Reihe von Ganglien besteht im Gegensatz zu dem des *Limulus*,

2. dass die Cheliceren der Merostomen im Gegensatz zu denen der Arachnoideen postorale Extremitäten seien,

3. dass die Chilaria von *Limulus* mit den Kämmen von *Scorpio* homologisiert werden müssen,

4. dass das viscerale Nervensystem von dem des *Limulus* grundverschieden sei, — Vorstellungen, die heute als widerlegt betrachtet werden müssen[52]).

Es war bereits von vielen auseinandergesetzt worden, dass die verschiedene Lebensweise der Merostomen und Arachnoideen keineswegs gegen ihre systematische Zusammengehörigkeit spricht; die Landisopoden zeigen das auf das Deutlichste. Es muss aber außerdem betont werden, dass auch der Unterschied zwischen den in Betracht kommenden Wasser- und Luftatmungsorganen (Kiemen und Lungen) selbst in physiologischer Hinsicht wohl meistens größer gedacht wird als es in Wirklichkeit der Fall sein dürfte (p. 132 und 137 dieser Abhandl. im Heft 2 d. Biol. Centralbl.).

Da die Kiemen der Krebse und des *Limulus* in der atmosphärischen Luft funktionieren (p. 137 und 139) so wäre es interessant, auf experimentellem Wege nachzuprüfen, ob nicht umgekehrt auch die Lungen unter gewissen Bedingungen im Wasser tätig sein konnten. Wenn ein Skorpion oder eine Spinne im Wasser zugrunde geht, so geschieht es wohl hauptsächlich deshalb, weil in den engen kapillarartigen Luftkammern und Tracheenröhrchen keine Wassererneuerung stattfinden kann; ja das Wasser vermag wahrscheinlich überhaupt nicht die alte, für die Atmung bereits untaugliche Luft aus diesen engen Lufträumen zu verdrängen. Wäre es aber möglich, auf künstlichem Wege das Atmungswasser in den Lungen zu erneuern, so dürfte man annehmen, dass auch ein Skorpion im Wasser atmen könnte, es müsste denn sein, dass das Wasser auf die Lungenblätter durch osmotische Vorgänge schädlich wirkt oder, dass durch die Mundöffnung eingedrungenes Wasser das Darmepithel schädigt.

Auch die Existenz der Tracheen bei den Arachnoideen kann nicht gegen deren systematische Vereinigung mit den Merostomen sprechen. Die Isopoden sind ja wieder ein Beweis dafür.

Es ist zuzugeben, dass, wenn auch bis jetzt zwischen den Merostomen und Arachnoideen kein prinzipieller Unterschied nachge-

52) Die Stellung von Claus in dieser Frage war immer etwas unklar. Im Jahre 1876 und 1880 hat er im Anschluss an Straus-Dürckheim und Huxley die Abstammung der Arachnoideen von den Gigantostraken angenommen. Aber noch im Jahre 1886—1887 ironisiert er im Anschluss an Pacquard 1882 den Vergleich, welchen Lankester auf der Basis der vergleichenden Anatomie zwischen den Arachnoideen und Merostomen zieht und fährt auch in seinen Lehrbüchern fort, die Merostomen zu den Crustaceen zu stellen. Erst im Jahre 1897 in einem englisch geschriebenen Aufsatze stellt er die Merostomen, Trilobiten und Arachnoideen zusammen und gibt hier sogar die Möglichkeit zu, dass diese ganze Gruppe von den Crustaceen vollkommen unabhängig entstanden sein könnte.

wiesen werden konnte, doch in der Ausgestaltung vieler Organe ein wesentlicher Unterschied zutage tritt. Doch ist diese Kluft gewiss nur dadurch begründet, dass *Limulus* beinahe am Anfang einer Evolutionsreihe (noch dazu als ein Seitenzweig!) steht und die rezenten Arachnoideen am anderen Ende dieser Reihe. Aber die silurischen (und carbonischen) Skorpione werden wohl, wenn sie einmal besser bekannt sind, diese Kluft ganz zum Verschwinden bringen. (*Eoscorpius* nach Whitfield, *Palaeophonus* nach Laurie und Pocock, *Eobuthus* nach Procock; hierher wäre vielleicht auch *Glyptoscorpius* — ein Eurypterid? — zuzurechnen).

Bei *Eobuthus* waren nach Pocock 1911 die paarigen Anhänge des Genitalsegments (bei rezenten Skorpionen in erwachsenem Zustande zum unpaaren Genitaloperculum verschmolzen) möglicherweise noch mit einem gegliederten Außenast versehen. Auch die Sternite des Mesosoma greifen bei diesem Skorpion übereinander, sie sind außerdem hinten abgerundet und in der Medianlinie ausgeschnitten, also den Kiemenbeinen von *Limulus* ähnlich. Pocock wirft deshalb die Frage auf, ob hinter diesen Platten nicht echte Kiemen waren, um so mehr, da keine Stigmen auf der Ventralfläche des Mesosoma zu finden sind.

Limulus ist als Seitenzweig in seiner Form, wenigstens in bezug auf viele seiner Merkmale, gewissermaßen erstarrt, die Arachnoideen haben sich offenbar nach dem Übergang zum Landleben rasch weiter entwickelt und sich in zahlreiche Arten zersplittert.

Doch auch sie haben bemerkenswerterweise sehr viele ursprüngliche Merkmale bewahrt, wenigstens in ihrer Ontogenie, Merkmale, welche sogar bei *Limulus* (ja zum Teil bei den Eurypteriden) im erwachsenen Zustande sich nicht mehr nachweisen lassen. Hierher wären vor allem zuzurechnen: 1. die große Zahl der embryonalen Extremitäten (bei Solifugen nach Heymons 1904[1]), die sonst nur noch bei den neuentdeckten cambrischen Merostomen zu finden ist; 2. die große Zahl der Ausführöffnungen der Coxaldrüsen, welche in verschiedenen Segmenten, ja auch bei ein und derselben Art, in zwei verschiedenen Segmenten (*Teraphosidae* nach Buxton 1913) vorhanden sein können.

Heutzutage haben bereits recht viele Forscher sich für die *Limulus*-Theorie ausgesprochen. Die folgende Liste soll es zeigen, wenn sie auch nicht beansprucht, lückenlos zu sein:

Straus-Dürckheim 28, 29, 43; Woodward 66, 72; Huxley; Milne-Edwards 73; Lankester 77—1904; Barrois 78; Claus 76, 80, 86—87, 97; Peach 82; Benham 83; MacLeod 84; Kingsley 85, 93, 94, 97; Gulland 85; Oudemans 85; Whitfield 85; Bruce 86—87; Berteaux 89; Laurie 90, 92, 93, 94, 99; Fernald 90; Kishinouye 91, 92a, 92b; Patten 90, 93, 96; Korschelt und Heider 92; Viallanes 92; Pocock 93, 97, 1901, 1911; Simmons 94; Dana 94; Wagner 94a und b; Brauer 95; Purcell 95, 1909, 1910; Parker und Haswell 97; Pacquard 98, 1903; Heymons 1901, 1904[1], 1904[2]; Börner 1901, 1902, 1904, 1912; Howes 1902; Carpenter 1904; Handlirsch 1906; Schimkewitsch 1906; Shipley 1909; Woods 1909[53]); Warburton 1909[53]); Calman 1909; Poche 1910 (1911); Heider 1914 etc.

53) Ebenda wie Shipley 1909.

(In dieser Aufzählung sind nur Forscher aufgenommen worden, welche die *Limulus*-Theorie mehr oder weniger als fest begründet erachten.) Viele andere nehmen aber dieselbe mit größtem Vorbehalt oder in modifizierter Form auf, so z. B.: Simroth 1891, Jaworowsky 1894, Lamy 1902; Bütschli 1904; Montgomery 1909; Schtschelkanowzew 1910; Kautzsch 1910; Dahl 1911.

Und trotzdem werden in den meisten Lehrbüchern bis jetzt die Merostomen zu den Crustaceen gestellt und die Arachnoideen von den ersteren abgesondert. Nur unter den englischen Forschern, offenbar dank der Schriften von Lankester (und Kingsley) wird die Ansicht von der Zusammengehörigkeit der Merostomen und Arachnoideen als selbstverständlich angenommen.

Es wäre aber gewiss verfehlt, die Merostomen und Arachnoideen unter dem Namen „Arachnida" zu vereinigen, wie es Lankester und nach ihm auch andere Forscher tun (Lankester stellt zu den „Arachnida" auch die Trilobiten). Der Begriff der *Arachnoidea* ist derartig eingebürgert, dass eine solche Erweiterung, wie wie sie ihm Lankester gibt, immer berechtigten Anstoß erregen wird.

Kingsley, 1885, hat für die Merostomen und Arachnoideen den Namen „Acerata" vorgeschlagen. Viallanes 1892, Börner 1901, 1902, Heymons 1901 haben dazu einen Namen ersonnen, welcher den Cheliceren als dem gemeinsamen Merkmal dieser Gruppen Rechnung trägt: Chelicerés von Viallanes, Chelicerota von Börner, Chelicerata von Heymons; von diesen dreien wird aus sprachlichen Gründen (Börner 1902) meist „Chelicerata" vorgezogen. Doch erscheinen heutzutage auch diese Benennungen, wie die der Acerata, als nicht sehr glücklich gewählt, weil sie wohl für alle Arachnoideen und die meisten Merostomen, nicht aber für die neu entdeckten cambrischen Merostomen einwandfrei passen.

Wenn aber die Merostomen und Arachnoideen eine systematische Gruppe bilden, so fragt sich weiter, ob nicht in diese Gruppe auch die Trilobiten mit aufgenommen werden müssen, wie es bereits van Beneden 1872 vorgeschlagen hat. Auch Lankester 1877—1904, Oudemans 1885, Laurie 1893, Pacquard 1903 u. a. (neuerdings z. B. Calman 1909) sind ihm darin gefolgt.

Demgegenüber wollen Kingsley 1894, Heymons 1901, Shipley 1909, Börner 1912, Giesbrecht 1912, Pompeckj 1912 u. a. die Trilobiten bei den Crustaceen belassen.

Die Trilobiten haben jedenfalls recht viele Merkmale mit den Merostomen gemeinsam, besonders mit cambrischen Vertretern dieser Gruppe (Dreiteiligkeit des Körpers der Längsachse nach bei den Trilobiten, Xiphosuren, weiter bei *Molaria, Emeraldella, Habelia* und auch bei Embryonen von *Limulus*; Antennen und übereinstimmende Zahl der cephalothorakalen Beine bei den Trilobiten und den cambrischen Merostomen; Hypostoma; Tendenz zur Ausbildung des Pygidiums und des Schwanzstachels; Kauladen an vielen Beinpaaren; große Zahl der abdominalen Extremitäten mit ähnlich

gebauten Kiemen (Walcott 1911, 1912), — so dass an ihrer Verwandtschaft nicht gezweifelt werden kann.

Andererseits haben aber die Trilobiten ebenso unzweideutige Verwandtschaftsbeziehungen zu den Crustaceen. Und dieser Umstand hat Kingsley 1897, Pocock 1897 und Poche 1910 (1911) veranlasst, die Crustaceen, Trilobiten, Merostomen und Arachnoideen als eine gemeinsame Gruppe zu betrachten, welche Kingsley und Pocock mit dem Namen „Branchiata" und Poche mit dem Namen „Carcinomorphi" belegen.

Die von Walcott neuentdeckten Merostomen zeigen aber, dass auch einige Vertreter dieser Gruppe, wie *Molaria*, *Habelia*, *Emeraldella*, *Sidneyia* Anklänge an die Crustaceen aufweisen. Walcott stellt ja auch die *Apodidae* (1912, p. 164) als Ausgangsform für alle die genannten Gruppen auf (die Arachnoideen werden von ihm nicht erwähnt). Von Apodiden haben sich nach ihm die Trilobiten abgezweigt und von diesen die cambrischen Merostomen und weiter die Eurypteriden und Xiphosuren.

Doch wären nach Walcott die Trilobiten im System näher zu den Crustaceen zu stellen (1912, Nr. 6, p. 190) als zu den Merostomen.

Die künftigen Forschungen und Publikationen von Walcott werden wohl zeigen, wie diese unleugbaren verwandtschaftlichen Beziehungen der Crustaceen, Trilobiten, Merostomen und Arachnoideen sich näher präzisieren lassen und speziell, ob die Trilobiten näher zu den Crustaceen oder zu den Merostomen gerechnet werden müssen.

Es war gewiss angebracht, sobald man die näheren Beziehungen der Arachnoideen und Merostomen zueinander erkannte, die beiden Gruppen unter einem Namen zu vereinigen, um die gewonnene Erkenntnis zu fixieren. Doch die Verwandtschaft der Trilobiten mit Merostomen einerseits und mit den Crustaceen andererseits lässt auch den hartnäckigen Konservatismus, mit welchem viele Forscher die Merostomen unter den Crustaceen belassen, nicht als vollkommen unbegründet erscheinen. Jetzt erweist es sich mehr und mehr, dass man die Merostomen von den Crustaceen nicht sehr weit zu entfernen brauchte, sondern dass vielmehr umgekehrt die Arachnoideen zu der Gruppe der Crustaceen, Merostomen und Trilobiten hinzugezogen werden müssen. Und ob innerhalb dieser großen Gruppe die Arachnoideen und Merostomen in der Tat näher zueinander gehören, dies werden wohl einwandfrei nur die zukünftigen Forschungen zeigen, sobald infolge der Entdeckung von Übergangsformen die gegenseitigen Beziehungen in der Reihe: Crustaceen — Trilobiten — Merostomen — Arachnoideen, auf ihren Verwandtschaftsgrad verglichen werden.

Wenn jetzt die Abstammung der luftatmenden Arachnoideen von kiemenatmenden Arachnoideen kaum einem Zweifel unterliegen

kann, so erscheint wohl die Hoffnung nicht unbegründet, dass auch andere luftatmende Arthropoden, namentlich Insekten mit ebensolcher Leichtigkeit von wasseratmenden Tieren — sei es aus Crustaceen, nach Börner u. a., sei es aus Trilobiten nach Handlirsch abzuleiten sein werden. Und diese Vermutung liegt um so näher, als es bereits unter den rezenten Crustaceen Formen gibt, welche eine Art von Tracheen erworben haben und zum Landleben übergegangen sind, wie die Landisopoden, die sogar angeblich an trockenen und sonnigen Orten prosperieren können. Jedenfalls spricht alles dafür, dass sämtliche uns bekannten Arthropoden (vielleicht mit Ausnahme von *Peripatus* und der *Tardigrada*) von Formen abzuleiten sind, welche bereits Gliederfüßler waren, und nicht etwa aus Anneliden auf polyptyletischem Wege entstanden sind, wie es manche eine Zeitlang angenommen haben (s. Aufsatz „Are the Arthropoda a Natural Group" in: „Natural Science" Vol. X, 1897).

Wenn die Apodiden in der Tat den Ausgangsformen der Crustaceen, Trilobiten und Merostomen nahegestellt werden könnten (wie Walcott 1912 annimmt), wenn weiter auch die Insekten an der Wurzel mit einer dieser Gruppen zusammenhängen, wenn endlich unter den Crustaceen bereits Isopoden tracheenartige Bildungen aufweisen, so wäre anzunehmen, dass die Fähigkeit zur Ausbildung der Tracheen und Lungen, d. h. die Fähigkeit, auf diese Art und Weise auf die Luftwirkung zu reagieren, den ursprünglichsten wasseratmenden Gliederfüßlern zukam; von hier aus wurde sie auf Isopoden, Merostomen (Arachnoideen) und Insekten vererbt und entfaltete sich überall, beim Übertritt dieser Gruppen zum Landleben, zu konvergenten Bildungen.

Doch die Embryologie und vergleichende Anatomie scheinen uns zu lehren, dass diese Eigenschaft nicht an einzelne Anlagen streng gebunden war, vielmehr den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche zukam, und deshalb die betreffende Reaktion in den verschiedensten Anlagen ausgelöst werden konnte. Diese Verschiedenartigkeit war ihrerseits dadurch bedingt, dass die Organe in den genannten Tiergruppen in verschiedenem Verhältnisse zueinander stehen und demnach in einigen Fällen diese, in anderen Fällen jene Anlagen leichter in zweckmäßiger Weise auf die Anforderung von außen reagieren konnten.

Nachtrag.

In der vorliegenden Schrift ist manches sehr detailliert dargestellt worden. In kurzer Zeit wird man aber die Verwandtschaft der Merostomen mit den Arachnoideen als durchaus selbstverständlich annehmen, etwa so wie die Abstammung der Amphibien von den Fischen oder der Cetaceen von den Landsäugetieren; und man wird sich dann nur wundern, dass man in der vorliegenden

Schrift so viele Worte darüber zu verlieren für nötig gehalten hat.

Doch ist gewiss eine möglichst genaue Analyse dieser Frage deshalb von Nutzen, weil sie aus diesem Beispiel der Evolution, welches eines der lehrreichsten sein dürfte, einige allgemeine Schlüsse im Sinne der Evolutionslehre zu ziehen gestattet. Ausführlich kann darauf nur in einem besonderen Artikel eingegangen werden. Hier sei nur beiläufig auf einige Beispiele hingewiesen.

Wir haben gesehen, dass die Tracheen bei einem und demselben spinnenartigen Tier, in ein und demselben Segment, aus zwei verschiedenen Anlagen entstanden sein müssen; dass die Tracheen der *Caponiidae* (jedenfalls ihre vorderen Tracheen) und diejenigen der anderen Arachnomorphen wohl zu verschiedenen Zeiten unabhängig aus Lungen entstanden sind; dass auch bei allen übrigen Arachnomorphen die Lungen des 9. Segmentes auf zwei voneinander unabhängigen Wegen zu Tracheen wurden[54]). Wir haben ferner gesehen, dass die prosomalen Tracheen der Solifugen, Acarinen und Phalangiden im Vergleich zu den opisthosomalen ebenfalls Organe sui generis sind. (Vielleicht sind sie auch untereinander nicht homolog.) Endlich sind auch die auf dem Rücken des *Opisthosoma* ausmündenden Tracheen der *Notostigmata* vielleicht ebenfalls selbständigen Ursprungs (s. Reuter 1909). — Und dies alles innerhalb der Gruppe der Arachnoideen.

Ferner verdanken die Tracheen der Insekten anderen Anlagen ihre Entstehung als die der Arachnoideen. Und dasselbe gilt in einer noch weniger zu bezweifelnden Weise für die Tracheen der Onychophoren und die tracheenartigen Bildungen der Landisopoden.

Aber auch die Lungen müssen innerhalb der merostomenartigen Vorfahren der Arachnoideen sich mehrmals und selbständig aus Kiemen umgeformt haben. Wenigstens liegen sie bei den Skorpionen im 10.—13. und bei den Araneen und Pedipalpen im 8. und 9. Körpersegment, in welchen bei Skorpionen das Genitaloperculum, resp. der Pecten sich befindet (Purcell 1909)[55]).

Schließlich sind die Arachnoideen selbst möglicherweise auf verschiedene Repräsentanten der Merostomen zurückzuführen (wie

54) In diesen Auffassungen über Homologie der Lunge und Trachee wurde Purcell gefolgt. Es kann aber sein, dass die lateralen Tracheenstämme sich nicht so unmittelbar aus Lungen entwickelt haben, wie es Purcell darstellt, sondern auf einem mehr indirekten, mutativem Wege; und zwar aus einer Anlage, welche von den früher vorhandenen Lungen abstammt, aber mit ihnen nur in einer entfernten Verwandtschaft steht. Die Homologie der Lunge und der Trachee wäre dann nicht so schematisch zu verstehen.

55) Wir können nicht annehmen, dass beim Skorpion die Kiemenbeine der Merostomen zuerst in die Lungen sich umwandelten und dann diese letztere im 8. Segment zum Genitaloperculum und im 9. zum Pecten wurden. Offenbar ging die Umwandlung der Kiemenbeine zum Genitaloperculum der Umwandlung derselben zu Lungen voran, wie es *Limulus* und *Eurypteridae* zeigen.

es Pocock und Laurie annahmen). In der Tat: Die Skorpione haben dieselbe Körpergestalt und auch dieselbe Zahl der abdominalen Extremitäten wie die Eurypteriden. Namentlich *Slimonia* zeigt dieselbe Einteilung in Meso- und Metasoma und dieselbe Teilung in Prä- und Postabdomen. Wir müssten demnach die Skorpione eigentlich von den eurypteridenähnlichen Merostomen herleiten. Dies können wir aber nicht tun in bezug auf andere Arachnoideen, welche keine Trennung in Prä- und Postabdomen haben, und welche wie die Solifugen außerdem anstatt der Sechszahl der mesosomalen Beinpaare, wie sie typisch für *Eurypteridae*, *Scorpio* und *Limulus* ist, deren neun Paare haben (etwa wie die cambrischen Merostomen). Namentlich aus diesem letzteren Umstande müsste man folgern, dass mindestens die Solifugen und Skorpione verschiedene Merostomen zu ihren Ahnen haben; oder, wenn man annimmt, was vielleicht wahrscheinlicher ist, dass alle Arachnoideen monophyletisch entstanden sind, so haben in diesem Falle die Eurypteriden und Scorpioniden eine ganz parallele Richtung in ihrer Entwickelung eingeschlagen; sie würden einen Parallelismus zeigen, wie etwa die Tracheen der Insekten und Arachnoideen, welche täuschend ähnlich sind, obwohl sie in so divergenten Stämmen, wie Insekten und Arachnoideen, oder, innerhalb der Arachnoideengruppe, aus so differenten Anlagen zur Entwickelung kamen.

Die Malpighi'schen Gefäße entwickeln sich bei den Insekten aus dem ektodermalen Darmabschnitt, bei den Crustaceen (Amphipoden) und Arachnoideen dagegen aus dem entodermalen. Also auch Organe, welche aus verschiedenen Keimblättern entstehen, zeigen eine parallele und unabhängige Entwickelung.

In den aufgezählten Beispielen haben wir sozusagen einen Strom von Konvergenzerscheinungen. Die Konvergenzerscheinungen innerhalb einer Tiergruppe sind gewissermaßen einem großen Flusse vergleichbar, welcher sich in der Nähe seiner Mündung in zahlreiche Nebenarme teilt, deren jeder einen selbständigen Weg einschlägt und den anderen mehr oder weniger ähnlich sieht und die nun alle unaufhaltsam weiter fließen und zwar scheinbar zu einem gemeinsamen Ziele hin.

Die Zahl solcher Beispiele könnte man beliebig vermehren. Es seien hier noch einige erwähnt. Spiralfäden findet man in den Tracheen der Insekten und Arachnoideen und innerhalb der Arachnoideen wohl in untereinander nicht homologen Tracheenröhrchen. Aber man findet sie auch in anderen ektodermalen Einstülpungen, z. B. in den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen. Manchmal ist ein solcher kutikularer Spiralfaden hier durch epitheliale Bildung ersetzt (nach Nordenskiöld 1905, teste Reuter 1909).

Der Schwanzstachel ist bei den Trilobiten und bei *Limulus* zu finden. Bei den Trilobiten ist er offenbar auf andere Weise

zustande gekommen als bei letzterem und auch bei den verschiedenen Trilobitengruppen unter sich nach Staff und Reck 1909 nicht immer in der gleichen Weise.

Die embryonalen Hüllmembranen sind sowohl bei den Skorpionen wie bei den Insekten vorhanden (und schließlich bei so vielen anderen Tieren).

Die angeführten Tatsachen berechtigen zu der Frage, ob wirklich die Evolution durch die Auslese von zufälligen Variationen sich erklären lässt. Ist sie nicht vielmehr nach bestimmten Gesetzen unaufhaltsam fortgeschritten, etwa ähnlich, wie die Entwickelung der kosmischen Körper, nach Gesetzen, welche uns bis jetzt unbekannt, die aber gewiss nicht teleologisch zu verstehen sind. Ob nicht damit der natürlichen Selektion eine viel beschränktere Rolle zuzuschreiben wäre?

Der Umstand, dass die Entwickelungsreihen der Crustaceen, Merostomen und Arachnoideen mit macruren Formen anfangen und meist mit brachyuren endigen, zeigt wohl auch, dass in dieser Entwickelung mit den zufälligen Variationen als Erklärung nicht viel anzufangen ist.

Die angeführten Tatsachen legen den Gedanken nahe, dass verschiedene Organe durch die unmittelbare Wirkung der äußeren Welt entstehen, als eine zweckmäßige Reaktion des Organismus auf diese Einflüsse, als direkte Anpassungen[56]).

Bei den Isopoden hat sich beim Übergang zum Landleben die Beinoberfläche in Form von tracheenartigen, respiratorisch tätigen Röhrchen eingestülpt, auch bei den Merostomen — ebenfalls beim Übergange zum Landleben — ist eine derartige Einstülpung eingetreten, aber diesmal in Form von plattgedrückten Säckchen, wobei in beiden Fällen offenbar grundverschiedene Anlagen ausgenutzt wurden. Trotz des letzten Umstandes zeigt die Kutikula in beiden Arten von Einstülpungen eine ähnliche Vergrößerung ihrer Oberfläche durch anastomosierende Leisten (Onisciden) und anastomosierende Stacheln (Arachnoideen). Dieser Parallelismus verrät offenbar, dass wir alle diese Veränderungen auf eine gleiche Ursache zurückführen müssen.

Und schließlich hat die Luftwirkung einen ähnlichen Effekt bei einer Anzahl von Verwandten und nicht näher verwandten Formen: Insekten, Onychophoren erzielt; ja auch bei Tracheopulmonaten sind offenbar unter denselben Bedingungen ähnliche respiratorische Röhrchen zur Entwickelung gekommen.

---

56) Die Reaktion des Organismus auf veränderte Verhältnisse, durch welche das Gleichgewicht erhalten werden soll, kann andererseits auch zu unzweckmäßigen Einrichtungen führen: das Gleichgewicht ist zwar erhalten, der Organismus ist lebensfähig, aber es ist keine Anpassung im Kampf ums Dasein, resp. sogar eine schädliche Einrichtung entstanden.

Die Malpighi'schen Gefäße haben sich offensichtlich auch sozusagen unter dem Druck der Bedingungen entwickelt, welche das Landleben darbietet, und zwar reagierten auf diese Anforderungen bei den Insekten und Arachnoideen verschiedene Darmteile und demnach auch verschiedene Keimblätter.

Es ist gewiss nicht zufällig, dass unter gleichen Bedingungen in einem Falle der Mitteldarm, in dem anderen der Enddarm, oder in einem Falle die Entapophyse und in einer Reihe von anderen Fällen andere Anlagen in gleicher Richtung variierten.

Gerade im Falle der Tracheen- und Lungenbildung ist es besonders klar, dass diese Organe durch unmittelbare Wirkung der Außenwelt entstanden sind, weil sie unabhängig voneinander in divergenten Stämmen und Gruppen offenbar jedesmal beim Übergang derselben zum Landleben zur Entwickelung kamen. Dies wäre noch evidenter, wenn auch die Abstammung der Insekten von den wasseratmenden Gliederfüßlern bewiesen werden könnte.

Auch unter den Atmungsorganen der Insekten herrscht dieselbe Fülle von Konvergenzerscheinungen. Unter diesen sind die Blutkiemen, Tracheenkiemen etc. der sekundär zum Wasserleben angepassten Insekten noch von anderem Standpunkte aus interessant. Sie stellen bekanntlich zarthäutige Anhänge dar (s. z. B. Schröder 1913, Handb. d. Entom., Lief. 3), Anhänge, welche wir bei typischen Wasserbewohnern zu sehen gewohnt sind, welche aber dem gedrungenen Insektenkörper ziemlich fremd sind. Bei den zum Landleben übergegangenen merostomenartigen Ahnen der Arachnoideen, bei Landisopoden, Insekten, stülpt sich somit die respiratorische Fläche ins Körperinnere ein (Lungen, Tracheen), bei den Wasserinsekten umgekehrt strebt sie sich sekundär wieder nach außen zu entfalten. Man kann kaum zweifeln, dass in beiden Fällen diese entgegengesetzten Wachstumsprozesse unter den diametral wirkenden Einflüssen der betreffenden Medien hervorgerufen worden sind und zwar, hier und dort mit derselben Notwendigkeit und in beiden Fällen, d. h. sowohl unter den Landarthropoden als auch unter den Wasserinsekten in den verschiedensten Gruppen auf unabhängigem Wege. Bei den Wasserinsekten werden die Tracheenröhrchen als altererbte Errungenschaft in den Tracheenkiemen (aber nicht in Blutkiemen) zur Atmung mitverwendet. Durch diesen Umstand wird jedoch der Parallelismus mit den echten Kiemen der wasserbewohnenden Arthropoden (oder sonstiger Wasserbewohner) nicht beeinträchtigt, denn die Tracheen können auch in anderen Organen Blutgefäße vertreten; so dringen z. B. in das Zentralnervensystem der tracheenatmenden Arachnoideen mit reduziertem Gefäßsystem keine Blutgefäße, wie bei primitiveren Formen, sondern Tracheenzweige.

In allen diesen Fällen war die Entwickelung wahrscheinlich vorgeschrieben und zwar durch die Beschaffenheit der betreffenden Organismen einerseits und die Wirkungen der Außenwelt andererseits, und bewegte sich in Bahnen, welche durch Selektion der zufälligen Variationen nicht abgeändert werden konnten. Es mag sein, dass während dieser Entwickelung nicht alle Organismen zweckmäßig und in dem nötigen Umfange auf die äußeren Veränderungen reagierten und deshalb ausstarben. Diejenigen Individuen aber, die am Leben blieben, machten ihre weitere Entwickelung eben dank ihrer Fähigkeit, so zu reagieren, durch. Durch die Ausmerzung vieler Individuen war wahrscheinlich die Feinheit der Reaktion in den überlebenden Individuen noch gesteigert worden, aber die zweckmäßige Reaktion war von vornherein da, sie konnte nicht durch Auslese geschaffen werden. Die letztere konnte also nur auf einem indirekten Wege die weitere Entwickelung begünstigt haben.

Wenn trotz der Verschiedenheit der Anlagen sehr oft täuschend ähnliche Bildungen hervorgerufen wurden, so ist das offenbar nur ein Beweis, dass sie ihre Entwickelung nicht den zufälligen und richtungslos sich weiter entwickelnden Variationen verdanken, sondern unter dem dirigierenden und ausgestaltenden Einfluss der äußeren Bildungen entstanden sind und auch durch dieselben Ursachen zu ihrer weiteren Entwickelung getrieben wurden.

Die Wirkungen der Umwelt zwingen offenbar einem Organismus mit solcher Gewalt eine bestimmte Form auf, welche unter diesen Bedingungen ein bestimmtes Gleichgewicht der Kräfte repräsentiert, dass die Verschiedenheit der Anlagen im Vergleich dazu nicht groß genug ist und infolgedessen auch kein bedeutender Unterschied in den Bildungen entstehen kann.

Der formbildende Einfluss der Außenwelt lässt einen gewissen Spielraum für die Wirkung von Nebenbedingungen auf den Organismus zu und durch diese entsteht das, was man zufällige Variationen genannt hat. Doch diese kommen wohl nur in gewissen Grenzen vor und können die Erscheinung von Konvergenzbildungen nicht hindern.

Es ist, als ob der tierische Körper außerordentlich plastisch wäre; er modelliert sich unter der Wirkung der äußeren Faktoren etwa wie der Ton unter den Fingern des Künstlers. Die äußeren Wirkungen formen den Organismus ohne Rücksicht zu nehmen auf unsere Herleitung der Organanlagen aus Keimblättern; wie wenig die Natur damit rechnet, das zeigen die verschiedensten Versuche der entwickelungsmechanischen Richtung, das beweisen Tatsachen, wie die Knospung der Bryozoen, Medusen, Tunicaten, vielleicht auch die normale Entwickelung der Tunicaten und Mollusken, ferner wie Regeneration, z. B. die Regeneration der Tritonlinse aus Iris etc. Auch solche Fälle, wie die extrauterine Schwangerschaft sind wohl in dieser Hinsicht bemerkenswert.

Ein Organismus kann von seiner Umgebung nur in schematischer Weise getrennt, sozusagen durch unseren Verstand herausgeschält werden. Ein Wassertropfen auf einer Marmorplatte hat eine bestimmte Form nur unter den gegebenen Bedingungen. Ohne die Wirkung der Außenwelt würde er diese Form nicht haben können. Dasselbe gilt auch für den tierischen Organismus, und deshalb müssen wir annehmen, dass alle größeren Umformungen nur unter der Wirkung der Außenwelt oder wenigstens unter der Teilnahme der Außenwelt vor sich gehen können.

Die zufälligen Variationen, welche wohl meistens aus inneren Ursachen oder durch Wirkung der rasch vergänglichen Nebenbedingungen der Umwelt entstanden sind, können durch Zuchtwahl freilich fixiert und zur weiteren Entwickelung gebracht werden; sie können dabei auch andere Merkmale zum Mitvariieren veranlassen und dadurch schließlich eine andere Tierform hervorbringen. Doch dies vielleicht nur in gewissen engen Grenzen. Die größeren Umgestaltungen in der Tierwelt können dadurch kaum eine ausreichende Erklärung finden.

Das sei durch einen Vergleich illustriert. Wenn aus Spielkarten ein Häuschen gebaut ist, so können wir es etwas in seiner Form verändern, indem wir eine oder einige Karten vorsichtig herausziehen, in mehr geneigte Lage bringen oder überhaupt irgendwie verstellen. Doch eine radikale Änderung der Form können wir auf diese Weise nicht erzielen. Es muss dann das Häuschen nach einem ganz anderen Prinzip gebaut werden. Auch bei Organismen wird wohl, wenn nicht mehrere Teile zu gleicher Zeit und auf natürliche und ungezwungene Weise sich verändern, durch einseitige Entwickelung eines oder einiger Merkmale schließlich Disharmonie in Bau und Entartung die Folge sein.

Die Neo-Darwinisten greifen einige Merkmale einer Tierform heraus und lassen diese in der von ihnen supponierten Richtung variieren. Warum variieren aber nur diese Merkmale? Der Organismus kann in eine beliebig große Zahl von Merkmalen zerlegt werden, je nachdem, wie weit wir diese Schematisation treiben wollen. Und wenn alle Merkmale eines Organismus wirklich so leicht und richtungslos variieren würden, so würde er nicht lebensfähig sein. Also wir können uns ein derartiges Fließen der Form nur vorstellen, wenn alle Teile in harmonischem Zusammenhang sich verändern; und dieses harmonische Verändern kann nur unter der dirigierender Kraft der Außenwelt vor sich gehen, nur in der Art und Weise, wie es die Wechselbeziehungen zwischen dem Tiere und der Außenwelt zur Erhaltung des Gleichgewichts erlauben[57]).

---

57) Der ganzen Neo-Darwinistischen Schule liegt ein Bestreben zur weitgehendsten Schematisierung zugrunde, indem der Organismus in künstlicher Weise in Keimblätter,

Andererseits erwecken gewisse Erscheinungen den Anschein, als ob der Organismus doch nicht so plastisch wäre. Alle Tatsachen des biogenetischen Gesetzes sprechen augenscheinlich in diesem Sinne, so z. B. das Auftauchen der Cheliceren und der abdominalen Extremitäten in der Entwickelung der Spinnen und ihr späteres Verschwinden. Doch sie beweisen wohl in der Wirklichkeit nur, dass der tierische Organismus durch die Reaktion auf die ständig wechselnden äußeren Bedingungen durch viele Generationen hindurch (seit dem Erscheinen des Lebens auf der Erde) so verwickelt worden ist, dass er nunmehr auf sehr komplizierte Weise auf äußere Wirkungen reagiert. Er fließt in neue Formen unter den neuen Verhältnissen gewissermaßen nicht direkt, sondern auf Umwegen — eine Vorstellung, welche etwa derjenigen entspricht, welche O. Hertwig in seiner Allgemeinen Biologie entwickelt hat.

Durch diese Kompliziertheit erklärt sich vielleicht der Umstand, dass der Organismus sich so langsam verändert, dass wir das eigentliche Fließen einer Form in die andere nicht beobachten können: der Organismus hat sehr viele Möglichkeiten, das Gleichgewicht zu behalten ohne äußerlich merklich andere Form anzunehmen. Er passt sich zunächst in dieser Weise an, deshalb, weil es geringeren Kraftaufwand erfordert. Wenn aber die Veränderung der Lebensbedingungen zu groß geworden ist und zur Erhaltung des Gleichgewichts die alte Form schließlich aufgegeben werden muss, so geschieht es wohl oft sprungweise, etwa wie eine Substanz, welche in zwei oder mehr Kristallformen auskristallisieren kann, bald eine, bald andere Kristallform aber keine intermediäre annimmt.

Das Selektionsprinzip wird wohl, wenn nicht zur Erklärung größerer Umformungen in der Tierwelt, so der kleineren, namentlich für manche passive Anpassungen herangezogen werden müssen, soweit die letzteren nicht als direkte Anpassungen sich herausstellen werden[58]).

Die hier entwickelten theoretischen Vorstellungen dürften nichts Neues darbieten, nichts, was in der Literatur in dieser oder jener

Organe, Zellen, sichtbare und unsichtbare Zellbestandteile zerlegt wird, — Teile, die untereinander einen erbitterten Kampf ums Dasein führen. In diesem Bestreben hat man, wie es scheint, die richtige Vorstellung von dem Organismus als einem Ganzen verloren. Damit ist wohl der Höhepunkt im analytischen Verfahren erreicht worden — eine notwendige Vorstufe zu der weiteren in synthetischer Richtung fortschreitenden Entwickelung unserer Vorstellungen über die Evolution der Organismen.

58) In einzelnen Fällen haben sie sich vielleicht auch erst in ihrer fertigen Form und zufällig als Anpassungen erwiesen. Die Mannigfaltigkeit der äußeren Bedingungen ist so groß, dass ein Tier immer einen Schlupfwinkel finden kann, in welchem seine neuen Eigenschaften als Anpassungen an gewisse Verhältnisse dieser Umgebung dienen können, wenn auch diese Eigenschaften zunächst nicht in Zusammenhang mit den betreffenden Verhältnissen der Umgebung sich ausgebildet haben, d. h. nicht als zweckmäßige direkte oder indirekte Anpassungen an dieselben.

Form nicht bereits gesagt worden wäre. Sie müssten auch eigentlich weiter ausgeführt und durch größeres Tatsachenmaterial unterstützt werden. Doch wird es vielleicht nicht ohne Nutzen sein, wenn Theorie und Tatsachen in der Fassung der vorliegenden Arbeit, wenn auch nur andeutungsweise, zusammengebracht werden und zwar zum Zwecke, ein möglichst zusammenfassendes Bild der Arachnoideenevolution zu erlangen und die präzisere Stellung weiterer theoretischer und praktischer Fragen zu ermöglichen.

Die Homologie der Anlagen ist hier so aufgefasst wie es in der Literatur zu finden ist und konsequent durchgeführt worden. Gerade durch diese Konsequenz wird es klar werden, ob die Homologiebegriffe in der bisherigen Form sich auch weiter aufrecht erhalten lassen.

(Anm. zu S. 14 in Heft 1.) Der Körper der Cheliceraten (Merostomen und Arachnoideen) wird in dieser Schrift als in drei Tagmata geteilt betrachtet. Die Bezeichnungen Prosoma, Mesosoma und Metasoma sind von Lankester 1885 und seinen Schülern eingeführt, von Pocock 1893 und Börner 1902 angenommen worden. Das Prosoma entspricht dem Cephalothorax der meisten Autoren, dem Cephalon von Heymons 1901. Das Mesosoma entspricht dem Körperteil, welchen man oft Thorax, manchmal auch Pereion (oder, zusammen mit Metasoma, als Abdomen) bezeichnet hat. Das Metasoma wird manchmal auch Pleon genannt. Bei den Gruppen, bei welchen Meso- und Metasoma reduziert und miteinander verschmolzen sind, nennt man den so entstandenen Körperteil Opisthosoma.

Meso- und Metasoma werden bei den Eurypteriden und Scorpioniden aus je 6 Segmenten (wenn man das abortive embryonale Segment bei dem Skorpion nicht mitrechnet) zusammengesetzt und unterscheiden sich in beiden Gruppen dadurch voneinander, dass das Mesosoma respiratorische Beine trägt und das Metasoma jeglicher Beine entbehrt.

Die Unterscheidung von Meso- und Metasoma als distinkte Körperregionen ist sehr bequem, um die auffallende Ähnlichkeit zwischen den Eurypteriden und Skorpionen zu zeigen, doch ist sie in Wirklichkeit sehr künstlich. Die neuentdeckten Merostomen *Limulava* (Walcott 1911) haben nämlich 9 Paare respiratorischer Abdominalbeine und die Solifugen haben nach Heymons 1904[1] ebenfalls 9 Paare embryonaler Beinrudimente. Hier wie dort ist demnach die Grenze zwischen dem Meso- und Metasoma verschoben worden. Auch Heymons hat bereits diese Einteilung verworfen.

Das Abdomen der Eurypteriden und Scorpioniden kann aber nicht nur in übereinstimmender Weise in Meso- und Metasoma zergliedert werden, sondern in beiden Gruppen können wir in ganz identischer Weise ein Präabdomen und ein Postabdomen unterscheiden, wobei bei *Slimonia* (Laurie 1893) und beim Skorpion in übereinstimmender Weise das Postabdomen aus 5 Segmenten des Metasoma zusammengesetzt ist und das 1. Segment des Metasoma hier und dort dem Präabdomen zufällt. Das Postabdomen der silurischen Skorpione, welches nach Whitfield zur Krümmung nicht so befähigt sein konnte wie bei den rezenten, macht diese Ähnlichkeit im Körperbau der Skorpione und der Eurypteriden womöglich noch größer (in Verbindung mit anderen Merkmalen der silurischen Skorpione, welche angeblich möglicherweise nach der Art der Eurypteriden kiemenatmende, wasserbewohnende Tiere waren).

Literatur.

1909. Annandale, N. The Habits of Indian King-Crabs. — Records of the Indian Museum. Vol. 3, p. 294—295. Calcutta.

1878. Barrois, J. Recherches sur le développement des Araignées (Communication préliminaire). — Journal de l'anatomie et de la physiologie etc., publié par MM. Charles Robin et G. Pouchet. Quatrième Année. Paris.

1872. Van Beneden, Ed. De la place que les Limules doivent occupper dans la classification des arthropodes d'après leur développement embryonnaire (Communiqué à la Soc. Ent. de Belgique, 14 oct. 1871). — Journal de zoologie etc. par Paul Gervais, Tome I, p. 41—44.

1882. — Sur la Structure et la signifacation de l'appareil respiratoire des Arachnides. — Bull. Sc. dépt. du Nord, 5 Année, p. 299—301.

1883. Benham, W. B. S. On the testis of *Limulus*. — Trans. Linnean Soc. of London, 2 d. Ser. Zool. Vol. II, part. 9, 1883.

1892. Bernard, H. M. An Endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous glands. — In: Zool. Jahrb. Vol. 5, Abt. f. Anat.

1893. — Additional Notes on the origin of the tracheae from setiparous glands. — Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 11.

1893. — The Stigmata of the Arachnida, as a clue to their ancestry. — Nature, Vol. 49, Nr. 1255.

1894. — Vestigial Stigmata in the Arachnida. — Ann. Mag. N. H. (6), Vol. XIV, p. 149—153, 3 Textfig.

1909. Bernecker, A. Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen. — Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 27.

1889 Berteaux, L. Le Poumon des Arachnides. — „La Cellule", T. V, p. 253—317, Taf. 1—3.

1872. Bertkau. Über die Respirationsorgane der Araneen. — Arch. f. Naturgesch. Jahrg. XXXVIII, Bd, 1, p. 208—233.

1901. Börner, C. Zur äußeren Morphologie der *Koenia mirabilis* Grassi. — Zool. Anz Bd. 24, p. 537—556.

1902. — Wissenschaftliche Mitteilungen. 1. Arachnologische Studien (II u. III). Ibid., Bd. 25. 1902, p. 432—466.

1903. — Über die Beingliederung der Arthropoden (3. Mitteilung, die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend). — Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde, Berlin 1903, p. 292—341.

1904. — Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. — Zoologica, Heft 72, Bd. 17 (1903—1906).

1912. — „Arthropoda". — Aufsatz in: Handwörterb. d. Naturwissensch. Verl. G. Fischer, Jena. Bd. 1.

1894. 1895. Brauer, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Skorpions. I u. II. — Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 57 u. 59.

1886. Bruce, A. T. Observations on the Embryology of Spiders. — Americ. Natur., Vol. XX.

1886—1887. — Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. Baltimore. (A memorial Volume.)

1904. Bütschli, O. S. unter Ziegler, 1904.

1913. Buxton, B. H. Coxal Glands of the Arachnids. — Zool. Jahrbücher. Suppl. XIV, 2. Heft, p. 230—282, 43 Taf., 64 Abb. im Text.

1909. Calman, W. T. *Crustacea*. In: A Treatise on zoology, edit. by R. Lankester. Part. VII. *Appendiculata*. 3 d. Fasc. *Crustacea*.

1904. Carpenter, G. H. On the relationships between the classes of the *Arthropoda*. — Proc. Irish. Acad., Vol. 24 (1902—1904). Sect. B, Pt. 4, 1904, pp. 320—360.

1876. Claus, C. Untersuchungen zur Erforschung der genealog. Grundlage des Crustaceensystems. Wien.

1880. — Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl., 1. Bd., p. 638.
1886—1887. — Prof. E. Ray Lankester's Artikel *Limulus* an *Arachnid* und die auf denselben gegründeten Prätensionen und Anschuldigungen. — Arb. Zool. Instit. Wien. 7. Bd., 1. Heft — 1886; 2. Heft — 1887; auch in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5), Vol. 18.
1887. — Reply to Prof. E. Ray Lankester's „Rejoinder". — Ann. Mag. Nat. Hist. (5), Vol. 18, p. 467—470.
1897. — (und andere). Are the *Arthropoda* a Natural Group? — Natural Science, Vol. X.
1888. Croneberg, A. Beitrag zur Kenntnis des Baues der Pseudoskorpione. — Bull. Soc. Imper. d. Natural de Moscou, nouv. Ser., t. II, russ. Text, p. 494—544; deutsche Übers. p. 416—459.
1911. Dahl, Fr. Die Hörhaare (Trichobothrien) und das System der Spinnentiere. — Zool. Anz. Bd. 37.
1894. Dana, J. D. Observations on the derivation and homologies of some Articulates. — Americ. J. Sci. (3), Vol. 47, p. 325—329.
1898. Duboscq, O. Recherches sur les Chilopodes. — Arch. de zoolog. Exp. et gen. 3e Serie, T. 6.
1872. Emerton, J. H. Observations on the Development of Pholcus. — Proceedings Boston Soc. Nat. Hist. XIV, p. 393—395, Vol. II.
1890. Fernald, H. T. The relationships of *Arthropoda*. — Stud. from the Biolog. Labor. of the John Hopkins Univers., Vol. 4.
1866—1870. Gerstaecker, A. und Ortmann, A. E. *Crustacea*. In: Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs, Bd. V.
1912. Giesbrecht, W. „*Crustacea*". — Aufsatz in: Handwörterb. d. Naturw. Verl. G. Fischer, Jena. Bd. 2.
1902. Gough, L. H. The Development of Admetus pumilio. Contrib. to the Embryology of the Pedipalpi. — Quart. Journ. Micr. Sc. (2), Vol 45, p. 595—630.
1885. Gulland, G. L. Evidence in Favour of the View that the Coxal Gland of *Limulus* and other Arachnids is a Modified *Nephridium*. — Quart. Journal of Micr. Sci., Vol. XXV.
1885. Haase, E. Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Schneider's zool. Beitr., Bd. 1, p. 65.
1911. Haller, B. Über die Atmungsorgane der Arachniden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiere. — Arch. f. Mikrosk. Anatomie, Bd. 79, 1. Heft.
1912. — Über das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinnen. Ein zweiter Beitrag zur Stammesgesch. der Arachnoideen. Arch. mikr. Anat. Bd. 79, Abt. 1, p. 504—524, 1 Taf., 3 Fig.
1906. Handlirsch, A. Über Phylogenie der Arthropoden. — Verhandl. Zool. Bot. Ges. Wien Vol. 56 (p. 88—103).
1907. — Funktionswechsel einiger Organe bei Arthropoden. — Verh. zool. bot. Ges Wien, Vol. 57, p. 153—158.
1908. — Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. — Leipzig.
1901. Hansen, H. J. On the six Species of Koenenia, with Remarks on the Order Palpigradi. — Entw. Tidskr. 22. Ärg.
1912. Heider, K. Phylogenie der Wirbellosen. In: „Kultur der Gegenwart", herausgeg. von Prof. Hinneberg, Verl. Teubner. Teil. III, Abt. IV_4 (Abstamm. Syst. Palaeont. Biogeogr.).
1901. Heymons, R. Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. — Zoologica, Heft 33, 244 p., 42 Fig., 8 Taf.

1904[1]. Heymons, R. Über die Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Solifugen. — Compte Rendu du 6. Congrès Internat. der Zoologie. Berne, p. 429—436.

1904[2]. — Die flügelförmigen Organe (Lateralorgane) der Solifugen und ihre Bedeutung. — Sitzungsber. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss., p. 282—294.

1898. Holm, G. Über die Organisation des *Eurypterus-Fischeri* Eichw. — Mém. Acad. Pétersbourg (8), Vol. 8, 1898, 57 p., 10 Taf.

1902. Howes, W. F. The Morphological Method and Progress. — Rep. Brit. Ass., 72, 1902 (1903), p. 618—638; auch in: Nature, 66, 1902, p. 522—530.

1894. Hyde, Ida. The nervous mechanism of the respiratory movements in *Limulus polyphemus*. — Journ. of Morphol., Vol. 9.

1905—1906. — A Reflex respiratory centre. — Proceed. of the Americ. Physiol. Soc.; Americ. Journ. of Physiol., Vol. 15.

1906. — A reflex respiratory centre. — Americ. Journ. of Physiol., Vol. 16.

1912. Ivanič, M. Über die Lungenentwickelung der dipneumonen Araneinen. Zool. Anz. Bd. 40, Nr. 10/11.

1909. Janeck, R. Die Entwickelung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 44, p. 587—646.

1910. — Die Entwickelung der Thorakalbeine bei den Spinnen. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 46, p. 633—649.

1891. Jaworowsky, A. Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachnoideen und Insekten. — Zool. Anz., 14. Bd.

1894. — Die Entwickelung der sogen. Lungen bei den Arachniden und speziell bei *Trochosa singoriensis* Laxm., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58, pt. 1, p. 54—78.

1896. — Die Entwickelung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten. — Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 30.

1897. — Zu meiner Extremitäten- und Kiementheorie bei den Arthropoden. — Zool. Anz., Vol. 20.

1910. Kautzsch, G. Über die Entwickelung von *Agelena labyrinthica* Clerck; 2. Teil. — Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Morphol. Bd. 30, p. 535—602. 29 Fig. Taf. 30—34.

1891. Kennel, J. v. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. — Schrift. Naturf. Ges. Dorpat, 6. Heft.

1883. Kingsley, J. S Is the group *Arthropoda* a valid one? — Americ. Natural., Vol. 18, p. 1034.

1885. — Notes on the Embryology of *Limulus*. — Quart. Journ. of Microscop. Sc. Vol. 25.

1887. — The development of Spiders. — Americ. Natural., Vol. XXI, p. 674—677.

1892. 1893 — The Embryology of *Limulus*. Part. I u. 2. — Journ. of Morphology, vol. VII, 1892; vol. VIII, 1893.

1894. — The classification of the *Arthropoda*. — Americ. Natur., Vol. 28, p. 118—135; 220—235.

1897. — (und andere). Are the *Arthropoda* a Natural Group? — Natural Science, Vol. X.

1891. Kishinouye, K. On the development of Araneina. — Journ. of the College of Science Imper. Univers. Japan. Vol. 4, pt. 1, p. 55—88, Pl. IX—XVI.

1892a. — On the Development of *Limulus longispinus*. — Ibid. Vol. 5 (1893), Part. 1. 1892.

1892b. — On the lateral Eyes of Spiders. — Ibid. Vol. V (1893), part. 1. 1892.

1892. Korschelt und Heider. Lehrbuch der Entwickelungsgesch. d. wirbell Tiere. Spez. Teil, 2. Heft.

1902. Lamy, E. Recherches anatomiques sur les Trachées des Araignées. — Ann. Sc. nat. Zool., 8. Série, T. XV, p. 149—270, 71 figs., Taf. V—VIII.

1889. Lang, E. Lehrbuch der vergl. Anatomie. II. Heft. Jena.

1877. Lankester, E. Ray. Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom: comprising a Revision of Speculations relative to the Origin and Significance of the Germ-layers. — Quart. Journal of micr. Sc. (N. S.) Vol. 17, p. 399—454.

1878. — Mobility of the Spermatozoids of *Limulus*. — Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 18 (N. S.), p. 453—454.

1881a. — *Limulus* an Arachnid. — Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 21.

1881b. — Note on the Existence in the King Crab of Stigmata corresponding to the Respiratory Stigmata of the Pulmonata Arachnida, etc. — Proceedings of the Royal Soc. Vol. 32.

1882. — On the coxal Glands of *Scorpio*, hitherto undescribed and corresponding to the brickred glands of *Limulus*. — Proc. Roy. Soc. of London v. 34.

1884. — On the Sceleto-trophic Tissues and Coxal Glands of *Limulus*, *Scorpio*, and *Mygale*. — Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXIV.

1885a. — A New Hypothesis as to the Relationship of the Lung-Book of Scorpio to the Gill-Book of *Limulus*. — Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 25.

1885b. — On the Muscular and Endosceletal Systems of *Limulus* and *Scorpio*, with Some Notes on the Anatomy and Generic Classification of Scorpions. By E. Ray Lankester, assisted by W. B. S. Benham and Miss E. J. Beck. — Transactions Zoolog. Soc. of London. Vol. 11, part. 10.

1904. — The Structure and Classification of the Arachnida. — Quart. Journ. of Micr. Sc. New Series, Nr. 190 (Vol. 48, part. 2), p. 1—165.

1883. — und Bourne. The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of *Scorpio* and of *Limulus*. — Quart. Journ. of Microsc. Sc. XXIII, Januar.

1890. Laurie, M. The Embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*). — Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 31, Nr. 5.

1892. — On the Development of the Lungbooks in *Scorpio fulvipes*. — Zool. Anz. Bd. XV, p. 102—105.

1893. — The Anatomy and Relations of the *Eurypteridae*. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 37, part. II.

1894. — On the Morphology of the Pedipalpi. — Journ. Linn. Soc. London. Vol. 25, 1894—1896, Nr. 158.

1898—1899. — On a silurian Scorpion and some additional Erypterid Remains from the Pentland Hills. — Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. 39, part. III.

1848. Leuckart, R. Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig.

1849. — Über den Bau und die Bedeutung der sogen. Lungen bei den Arachnoideen. — Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. 1, p. 246—254.

1857. Leydig, Fr. Lehrbuch der Histologie.

1870(71). Lockwood, S. The Horse-Foot Crab. — Americ. Natural. Vol. IV, p. 257—274.

1886. Locy, W. Observations on the Development of *Agelena*. — Bullet. of Museum of Comparative Zoology, Harvard College, Vol. XII.

1896. Loman, J. C. C. On the secondary Spiracles on the legs of *Opilionidea*. — Zool. Anzeiger, Vol. 19, p. 221—222.

1904. McClendon, J. F. On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion. — Biol. Bull. of the Marine Biolog. Laboratory Woods Holl. Vol. 8, p. 38—55, 13 Fig.

1884. MacLeod, J. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnoides. Archives de Biologie. Tome V.
1870 (1871). Metschnikoff, E. Embryologie des Skorpions. — Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 21, Heft 2, 1871 (als Separatabdruck bereits 1870 bei W. Engelmann, Leipzig, erschienen).
1873. Milne-Edwards, A. Recherches sur l'anatomie des limules. — Ann. des Sci. Natur., Tome 17, Serie 5 (Commission scientifique du Mexique).
1887. Morin, J. Zur Entwickelungsgeschichte der Spinnen. — Biolog. Centralbl., 6. Bd., 1886—1887.
1888. — Studien über die Entwickelung der Spinnen. — Abhandl. (Sapiski) der Neurussisch. Gesellsch. Naturforsch. Odessa, Bd. 13 (russisch). 3 Textfig., 4 Taf.
1909. Montgomery, Th. H. On the spinnerets, cribellum, colulus, tracheae and lungbooks of Araneads. — Proceed. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia. Vol. 61, p. 299—320, Taf. 11—14.
1912. Moroff, Th. Entwickelung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei den Crustaceen. — Zool. Anz., Bd. 40, Nr. 1, 1912.
1885. Oudemans, A. C. Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Klassifikation der sogen. Arthropoden. — Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. 2de Serie. Deel 1. 1885—1887. — Afler. 2.
1882. Packard, A. S. Is *Limulus* an Arachnid. — Americ. Nat. Vol. XVI, p. 287—292.
1886. — On the class *Podostomata*, a group embracing the *Merostomata* and *Trilobites*. — Americ. Natur. XX, 1886; auch: Ann. Mag. of Nat. Hist. Vol. 19. 1887.
1893. — Further Studies on the Brain of *Limulus polyphemus*, with Notes on its Embryology. — Memoirs of the National Academy of Sciences. Vol. VI.
1898. — A Textbook of Entomology. New York.
1903. — Hints on the classification of the *Arthropoda*; the group a polyptylethic one. — Proceed. Amer. Phil. Soc. Vol. 42.
1903. Pappenheim, P. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Entwickelung des Gehirns und der Augen. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74, 1. Heft.
1897. Parker, T. J. und Haswell, W. A. A Textbook of Zoology. London.
1890. Patten, W. On the Origin of the Vertebrates from Arachnids. — Quart. Journ. of Micr. Sc. New. Series. Vol. 31, part 3.
1893. — On the Morphology and Physiology of the Brain and Sense organs of *Limulus*. — Quart Journ. of Micr. Sc. Vol. 35, Nr. 137, July.
1896. — Variations in the Development of *Limulus polyphemus*. — Journ. of Morphology. Vol. 12 (1897). Nr. 1, 1896.
1900. — and Redenbaugh, W. Studies on *Limulus*. II. The Nervous System of *Limulus Polyphemus*, with Observations upon the General Anatomy. — Journ. of Morphology. Vol. 16, p. 91—200.
1882. Peach, B. N. Further Researches among the *Crustacea* and *Arachnida* of the Carboniferous Rocks of the Scottish Borders. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 30 (1883). Part. II. p. 511—529.
1901. Pereyaslawzewa, S. Développement embryonnaire des Phrynes. — Ann. d. Sciences Natur. Zool. (8). vol. XIII.
1907. — Contributions à l'histoire du développement du Scorpion (*Androctonus ornatus*). — Annal. des Sc. Nat. Zool. (9). Vol. VI, p. 151—214.
1910 (1911). Poche, Fr. Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs (Vortr. gehalten am 8. Intern. Zool. Congr. in Graz, Aug. 1910). — Arch. f. Naturgesch., 77. Jahrg., 1911. 1. Bd. 1. Supplementheft.

1893. Pocock, R. J. One some points in the Morphology of the *Arachnida*. — Ann. and Mag. of Nat. Hist., 6. Serie. Vol. XI.
1897. — (und andere). Are the *Arthropoda* a Natural Group? — Natural Science. Vol. X
1901. — The Scottish Silurian Scorpion. — Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 44 (N. S.).
1910 (1911). — A Monograph of the terrestrial *Arachnida* of Great Britain. Palaeontographical Society.
1900. Police, G. Richerche sul systema nervoso dell'*Euscorpius italicus*. Atti della R. Accademia delle Scienze, fisiche et matematiche Napoli. Vol. X, Série 2a.
Abermals in: Lavori fatti nell'istituto di anatomia comparata della R. Univ. di Napoli, 2. Serie, Vol. 1, 1907.
1902. — Sui centri nervosi sottointestinali dell' *Euscorpius italicus*. — Boll. Soc. nat. Napoli, (1). Vol. 15, p. 1—24.
1903. — Il nervo del cuore nello Scorpione. — Ibid., (1). Vol. 16, p. 146—147.
1903. — Sul Sistema nervoso stomatogastrico dello Scorpione. Arch. zool. Ital. Vol. 1, (2), p. 179—200.
1905. — Sui centri nervosi dei cheliceri e del rostro nello Scorpione. Boll. Soc. nat. Napoli, (1) Vol. 18, p. 130—135.
1908. — Sugli occhi dello Scorpione. — Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 25, p. 1—70, 2 Taf., 3 Fig.
1912. Pompeckj, J. F. „*Crustacea* (Paläontologie)". — Aufsatz in: Handwörterb. d. Naturw., Bd. 2. 1912. Verl. G. Fischer, Jena.
1895. Purcell, W. F. Note on the Development of the Lungs, Entapophyses, Tracheae, and Genital Ducts in Spiders. — Zoolog. Anz. XVIII, p. 396—400, 2 figs.
1909. — Development and Origin of the Respiratory Organs in Araneae. — Quart. Journ. of Micr. Sc. (2). Vol. 54, part. 1, p. 1—110, 7 Fig., Taf. 1—7.
1910. — The Phylogeny of the Tracheae in Araneae. — Quart. Journ. of Micr. Sc. (2) Vol. 54, part. 4, p. 519—564, 21 Fig., T. 28.
1909. Reuter, E. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis gramineum* (E. Reut.). — Acta Soc Sci. Fennicae. T. 36, N. 4, Helsingfors.
1901. Rucker, Augusta. The Texan *Koenenia*. — Americ. Natur. Vol. 35, p. 615—630, 6 Fig.
1887. Saint-Remy, G. Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. — Arch. de Zool, Exp. (2), Tome 5 bis, Suppl., 6 Mém., 276 p., 10 Textfig., 14 Taf.
1872. Salensky, W. Entwickelungsgeschichte der Araneiden. — Verhandlungen (Sapiski) der Naturf. Gesellsch. zu Kiew, Bd. 2, Kiew.
1906. Schimkewitsch, W. Über die Entwickelung von *Telyphonus caudatus* (L.), verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden (mit Taf. I—VIII und 11 Textfig. im Text). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 81, 1. Heft.
1911. — Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tetrapneumones. — Bull. de l'Acad. des Sciences de St. Pétersbourg (6), Tome 5, p 637—654, 685—706, 775—790, Textfig., 4 Taf.
1876. Schmidt, O. Handbuch der vergl. Anatomie. 7. Aufl., Jena.
1892. Schneider, A. „Mélanges Arachnologiques". Tablettes Zoologiques Poitiers. II.
1910. Schtschelkanowzew, J. P. Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System. — Festschrift R. Hertwig, Jena. 2. Bd., p. 1—38, 5 Textfig., Taf. 1.

1909. Shipley, A. E. Introduction to *Arachnida*, and *Xiphosura*. — Cambr. Natur. Hist. 1909. *Crustacea* and *Arachnida*.
1894. Simmons, O. L. Development of the lungs of Spiders. Tufts College Studies, Nr. 2. Auch in: Amer. J. Sc. (3) 48; Ann. Mag. N. H. (6) 14.
1891. Simroth, H. Die Entstehung der Landtiere. Leipzig.
1892. Sinclair, F. G. A new mode of respiration in the Myriapoda. — Ann. Mag. of Nat. Hist., 6e Série, Vol. IX.
1911. Staff, M. v. und Reck, H. Über die Lebensweise der Trilobiten. Eine entwickelungsmechanische Studie. In: Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde, Berlin, p. 130—140.
1899. Stoller, J. H. On the organs of respiration of the Oniscidae. — Zoologica, Vol. X.
1828. Straus-Dürckheim, Herc. E. Considérations générales sur l'anatomie des Animaux articulés, etc. 1828, 435 u. 36 p., 10 Taf. Straßburg.
1843. — Traité pratique et théorique d'Anatomie comparative, comprenant l'art de disséquer les animaux de toutes les classes et les moyens de conserver les pièces anatomiques. T. 1 und 2. Paris 1843. 8°.
1885. Thorell, T. u. Lindström, G. On a Siliurian Scorpion from Gotland, in: Königl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, 21. Bd., Nr. 9, Stockholm. (Nach Ref. von Karsch, F. in: Biolog. Centralbl., 5. Bd. 1885. 1886.
1893 (1892). Viallanes, H. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Sixième Memoire: 1) Le cerveau de la Limule (*Limulus polyphemus*). — Ann. des Sci. Nat. VII. Série. Tome 14, Nr. 4, 5, 6 (10 mars 1892). Paris.
1894a. Wagner, J. Die Embryonalentwickelung von *Ixodes calcaratus*. — Arb. d. zoot. Laborat. St. Pétersburg 1894 (russisch, Resumé deutsch).
1894b. — Beiträge zur Phylogenie der Arachnoiden. — Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIX (N.F. Bd. XXII) (1895), 1. Heft, 1894.
1911. Walcott, Ch. D. Cambrian Geology and palaeontology. Nr. 2. Middle Cambrian Merostomata. — Smithon. Misc. Coll. Washington. Vol. 57, p. 17—40, Taf. 2—7.
1912. — Cambrian geology and palaeontology. Nr. 6. Middle Cambrian *Branchiopoda*, *Malacostraea*, *Trilobita*, and *Merostomata*. — Ibid. Vol. 57.
1908. Wallstabe, G. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Araneinen. Die Entwickelung der äußeren Form und Segmentierung. — Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie, 26. Bd.
1886. Weißenborn, B. Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. — Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 20, p. 33—119.
1900. Wheeler, M. W. A Singular Arachnid (*Koenenia mirabilis* Grassi) ocurring in Texan. — The Americ. Naturalist, Vol. 34, Nr. 407; November.
1885. Whitfield, R. P. „An Amer. Scorpion". — Bullet. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. I, p. 181—190.
1909. Wilhelmi, J. Zur Biologie der Limuliden. — Zool. Beobachter, Frankfurt a./M. Vol. 50 (p. 335—338).
1905. Wimmer, J. Mechanik der Entwickelung der tierischen Lebewesen. — Vortrag in der allgem. Sitzung der 77. Versammlung Deutscher Naturf. u. Ärzte in Meran am 29. September 1905. Leipzig. Verlag von J. A. Barth.
1867. Woodward, H. On some points in the structure of the *Xiphosura* having reference to their relationship with the *Eurypterida*. — Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXIII.

1872. — Relationship of the *Xiphosura* to the *Eurypterida*, and to the *Trilobita* and *Arachnida*. Quart. Journ. of Geol. Soc. Vol. XXVIII.

1904 Ziegler, H. E. Das zoologische System im Unterricht. — Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft auf der 14. Versammlung zu Tübingen (auch Diskussion mit Schulze, Bütschli, Hertwig, Simroth).

Figurenerklärung.

Fig. 1. Ein schematischer Längsschnitt durch die Spinnenlunge (nach MacLeod aus Korschelt und Heider, Lehrb. d. Entwickel. gesch. spez. Teil, 2. Heft, 1892). Nur einige Bezeichnungen verändert, resp. neu zugefügt. *bl* Lungenblätter (Purcell's „Septen"), *ch* Chitindecke des Körpers, ch_1 Chitindecke des Operculums, darunter die Zellen der Hypodermis, *d* Dorsalseite, *dk* dorsale Lufkammer, *do* dorsale Fläche des Lungenblattes, mit dickerer Chitinlage und Zähnchen ausgestattet, *f* Bindegewebsfasern, welche dem Lungensack anhaften, *h* Hinterseite, *Lh* Lungenhöhle, *lk* Luftkammern, lk_1 spaltartiger Eingang in die Luftkammern, *st* Stigmenspalte, *v* Ventralseite, *ve* ventrale Fläche eines Lungenblattes mit dünner, gleichmäßiger Chitinlage, *vo* Vorderseite, *w* Hinterwand des Lungensackes, mit der zelligen Matrix. Die Pfeile deuten den Weg an, auf welchem der Sauerstoff in das Blut der Lungenblätter und weiter ins Körperinnere eindringt. *x* Stellen, welche ungefähr der Hinterfläche des eigentlichen Lungenbeines nach der Vorstellung von MacLeod entsprechen mögen. *Y* Zellsäulen, welche den Hohlraum des Lungenblattes quer durchsetzen und welche die beiden Lamellen jedes Lungenblattes miteinander verbinden.

Fig. 2. Das 2. und 3. Abdominalbein von *Limulus* mit seinen Kiemen (aus Kingsley, 1893, Taf. XII, Fig. 80). *bs* Blutraum des Kiemenblattes, welcher von Zellsäulen durchsetzt ist, *gl* Kiemenblätter, *stg* Stelle, durch welche das Atemwasser in den Kiemenraum eindringt, *y* Zellsäulen des Kiemenblattes. *VIII* das 2. und *IX* das 3. Abdominalbein.

Fig. 3. Ein Sagittalschnitt durch die Lunge von *Attus floricola* auf späteren Entwickelungsstadien (aus Purcell, 1909, Fig. 18, Taf. 4). *ant.* vorn, *bd.c* Blutkörperchen, *cu* Kutikula, *lac* Blutlakunen der Lungenblätter („Septen"), *post* hinten, *pulm.prol* die wachsende Stelle des Lungensackes, s_1 erste gebildete innere Luftkammer („saccule" Purcell's), deren Luftraum auf diesem Stadium stark eingeengt und wegen der Chitinauskleidung und der Chitinfortsätze nicht wahrnehmbar ist, *sp* Spiraculum, *vent* Ventralfläche, *y* Zellsäulen, *z* Zellen, welche die Wand des Lungenblattes bilden.

Fig. 4. Kiementragendes Abdominalbein von *Limulus* aus Lankester, 1881 a. *Bl* Kiemenblätter, *ec.t* ektodermale trichterförmige Einstülpungen ins Körperinnere (aus dem Körperinnern gesehen), Tendons, Apodeme oder Entapophysen genannt, *st.m* Muskeln, welche sich daran ansetzen.

Fig. 5. *Attus sp* Chitinskelett des Abdomens nach der Behandlung mit Kalilauge, vor dem Spiraculum quergeschnitten und von hinten gesehen. Die Hinterwand der Lungenhöhle ist auf der rechten Seite entfernt und nur auf der linken Seite belassen, wobei hier die ofenrostartigen Öffnungen in die inneren Luftkammern durch diese Wand durchschimmern (aus Purcell 1909, Fig. 20, Taf. 5). *ap* und *h* hornartig gekrümmtes oberes Ende des Lungensackes, *can* Kommunikationskanal zwischen den beiden Lungenhöhlen, *ec.t 9* Apodeme oder Entapophysen des 8. Körpersegmentes (d. h. des Lungensegmentes), *interp.fld* Querfalte zwischen den beiderseitigen Lungen, *g.o* Genitalöffnung, *h* hornartig gekrümmtes oberes Ende des Lungensackes, *op* Öffnung, durch welche das Innere des Abdomens mit dem Innern des Cephalothorax kommuniziert, *ped* Eingangskanal in die Lungenhöhle („pedicel" Purcell's), *pulm.s* Lungensack, *s* innere Luft-

kammern („saccules"), *sp* Spiraculum. (Entsprechend der Linie, welche mit „Fig. 23 a" bezeichnet ist, ist der Sagittalschnitt durch denselben Teil des Abdomens auf der Fig. 35 geführt worden, auf welchem die Querfalten quer und die Entapophyse mehr oder weniger längs getroffen sind.)

Fig. 6—17 aus Purcell, 1909.

Fig. 6. Längsschnitt durch Seitenteile der vier abdominalen Anhänge auf dem Stadium vor dem Erscheinen der ersten inneren Luftkammern und vor der Umrollung. *ab.app 1—6* Abdominalanhänge des 8.—12. Körpersegmentes, *app 6* das letzte Beinpaar des Cephalothorax, *coel 7—14* Cölomsack des 7.—14. Körpersomiten, *gr* transversale Vertiefungen („transversal-post-appendicular grooves") hinter den abdominalen Anhängen.

Fig. 7 und 11. Längsschnitt durch das 1. Abdominalbein, d. h. dasjenige des Lungensegmentes aus einer Schnittserie, deren Rekonstruktion auf der Fig. 9 abgebildet ist); der erste von diesen Schnitten ist durch den medianen Teil des Beines (entsprechender Linie „Fig. 8b" auf der Fig. 9), der zweite Schnitt auf Fig. 11 ist durch den lateralen Teil des Beines und infolgedessen durch den Lungensack geführt. Er entspricht der Linie „Fig. 8g" auf der Fig. 9. Für beide Figuren gelten: *ant* vorn, *cl*, cl_2 Spalt im Epithel von der Seite der Stützlamelle, *coel 8*, *coel 9* Cölomsäcke des 8. und 9. Körpersegments, *ep* Epithel der Körperwand des 9. Körpersegments, f_1, f_2 erste und zweite Einbuchtung des Ektoderms von außen, d. h. erste und zweite innere Luftkammer, welche auf der Hinterfläche der Extremität außerhalb des Lungensackes entsteht. *post* hinten, *pulm.s* Lungensack, *seg.t 8* „Segmentalröhre", welche in diesem Segment zum Genitalgang wird, *sl–s* Fig. 10.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Abdominalbein des Lungensegmentes auf früheren Stadien der Entwickelung als Fig. 7, 9 und 11, auf einem Stadium, in dem noch keine innere Luftkammern zum Vorschein gekommen sind und sich noch kein Lungensack ausgebildet hat. Bezeichnung wie für die Fig. 7 und 11, außerdem: *ab.opp 2* Abdominalbein des 9. Körpersegmentes, d. h. das 2. Abdominalbein.

Fig. 9. Eine Rekonstruktion einer Serie von Längsschnitten durch das erste Abdominalbein, Linien („Fig. 8b" und „Fig. 8g") entsprechen den Ebenen, in welchen die Längsschnitte der Fig. 7 und 11 geführt sind, *dist* distale Fläche des Beines. *Ent* Stelle des medianen Teiles der transversalen Vertiefung, wo später die Entapophyse entsteht. (Diese Bezeichnung ist entnommen der früheren Arbeit von Purcell, Zool. Anz., Bd. 18, 1895.) *ep* Epithel der Körperwand, f_1, f_2 zwei erste innere Luftkammern, welche außerhalb des Lungensackes liegen. *lat* laterale Seite des Beines, *med* mediane Seite des Beines, *pulm.s* Lungensack.

Fig. 10 Abbildung einer Wachsrekonstruktion nach den Schnitten durch das 1. Abdominalbein auf dem Stadium mit 2 ersten inneren Luftkammern. f_1, f_2 die ersten inneren Luftkammern, *gr* transversale Vertiefung hinter der Extremität; in dem lateralen Teil dieser Grube entsteht der Lungensack, *lat* laterale Seite des Beines, *med* mediane Seite des Beines, *pulm.s* Lungensack, *sl* flach abfallender Teil der Hinterwand der Extremität.

Fig. 11. Siehe Beschreibung der Fig. 7.

Fig. 12. Längsschnitt durch das 1. Abdominalbein in seinem lateralen Teile (auf einem Stadium, auf welchem 4—5 innere Luftkammern ausgebildet sind). Die Figur zeigt den stark vergrößerten Lungensack, in welchen der Eingang schon enger wird und jetzt das Spiraculum darstellt. *ant* vorn, *bd.c* Blutkörperchen, *pulm.s* Lungensack.

Fig. 13. Längsschnitt durch das 1. Abdominalbein, welcher parallel der Medianebene des Embryo geführt ist. Stadium mit 3 inneren Luftkammern.

Einige Bezeichnungen sind neu zugefügt. *a.F* äußere Falten, welche zu „Septen" oder Lungenblättern werden, cl_1, cl_2 Spalten in den Ektoderm, welche von der Stützlamelle aus in das Epithel einschneiden, *coel 8* Cölomsack, *i.F* innere Falten, welche durch Spalten cl_1, cl_2 bedingt sind. f_1, f_2 innere Luftkammern, *pulm.s* Lungensack, *vent (med)* mediale Seite (nach der Umrollung ventrale) des Beines.

Fig. 14, 15, 16. Drei Längsschnitte aus einer Serie von Längsschnitten durch das 1. Abdominalbein; derjenige der Fig. 14 ist näher dem medianen Rande, derjenige der Fig. 15 ist näher dem lateralen Rande des Beines geführt und derjenige der Fig. 16 dem lateralen Rande am nächsten, so dass hier der Lungensack getroffen ist. *ant* vorn *bd.c* Blutkörperchen, *coel 8, coel 9* Cölomsack des 8. und 9. Segments, f_1, f_2, f_3 innere Luftkammern. Diese liegen nicht ganz horizontal, außerdem je näher dem distalen Ende die entsprechende Luftkammer liegt (und je älter sie ist), desto mehr ist sie nach der medianen Seite des Beines verschoben; da die Luftkammern demnach nicht exakt übereinander liegen, so können auf jedem Längsschnitte nur eine beschränkte Zahl von ihnen getroffen werden. *post* hinten, *pulm.s* Lungensack.

Fig. 17. Längsschnitt durch den medianen Teil des 1. Abdominalbeines auf einem Stadium, wo die Bildung der 4. inneren Luftkammer eben beginnt. *a.F* äußere Falten, welche zu den Lungenblättern („Septen") werden. *coel 7, coel 8, coel 9* Cölomsäcke der 7., 8., 9. Körpersegmente, f_1, f_2 die ersten zwei inneren Luftkammern, *gr* transversale Vertiefung, *i.F* innere Falten. Wenn dieselben ins Beininnere hereinwachsen, so verdrängen sie Cölomabschnitte *(coel 8)* und außerdem werden dadurch die inneren Luftkammern tiefer (f_1, f_2) resp. die Fläche der Lungenblätter („Septen"), *a.F* wird dadurch größer.

Fig. 18. Längsschnitt durch Abdominalbeine des *Limulus*-Embryo zur Darstellung der Entstehungsweise der Kiemenblätter (aus Kingsley, 1885), Vertiefungen zwischen den Lungenblättern sind ebensogut ausgeprägt wie die Lungenblätter selbst. (Vgl. mit Fig. 19 b.) *co* Bindegewebe, *ep* Ectoderm, *f* Vertiefungen der Hinterwand des Beines zwischen diesen Kiemenblättern, welche Kingsley und Purcell mit inneren Luftkammern der Arachnoideen (f_1, f_2, *lte*, Fig. 13, 17) vergleichen, *ga'*, *ga"* das 2. und 3. Abdominalbein, *gl* Kiemenblätter derselben, *mu* Muskeln, *o* das 1. Abdominalbein (Operculum), *y* Nahrungsdotter.

Fig. 19. A, B, C. Kingsley's Schemen, welche die Verwandlung der kiementragenden *Limulus*-Beine in die Arachnoideenlungen illustrieren sollen. Alle Figuren sind halb im Längsschnitt, halb perspektivisch dargestellt.

A. Das Bein vom erwachsenen *Limulus* mit seinen Kiemenblättern.

B. Zwischenstadium. Das Bein ist zum Teil ins Körperinnere eingesunken. Zwischen den Kiemenblättern sieht man Vertiefungen der Beinhinterfläche; durch Ausbildung derselben stehen die Kiemenblätter jetzt weniger ab (vgl. das embryonale Stadium von *Limulus*, Fig. 18).

C. Arachnoideenlunge. Hier sind die Vertiefungen so stark ausgebildet, dass die äußerlich am Bein sichtbaren und abstehenden Kiemenblätter verschwunden und durch die im Beininnern verborgenen Lungenblätter ersetzt sind. Das Bein ist ins Körperinnere eingesunken. Die Einsenkungsöffnung ist kleiner geworden und wird jetzt als Spiraculum bezeichnet.

Fig. 20. Schemen von Kingsley, 1893, welche die Entwickelung der respiratorischen Beine des *Limulus (L)* und der Arachnoideen *(A)* aus einem für

beide gemeinsamen Stadium (*J*) zeigen und zur Erläuterung des Einsinkens der Beine bei den Arachnoideen und des Unterschiedes, welcher dadurch zwischen den Kiemen von *Limulus* und den Lungen der Arachnoideen entsteht, dienen sollen. Erklärung s. im Text. Die Pfeile sind gegen das Kopfende der Embryonen gerichtet; *bs* Blutraum der Beine, *gl* Kiemenblätter, *pl* Lungenblätter. Gestrichelter Teil der Extremitätenwand stellt die vordere und der schwarz gehaltene Teil die hintere Wand der Extremität dar. Mit Pünktchen bedeckte Stelle ist diejenige Partie der ventralen Körperwand, welche sich einstülpt und dadurch die hintere Wand und den Boden des Lungensackes bildet.

Fig. 21. Schemen (Original), welche die Entwickelung der Beine bei den Arachnoideen (A_{1-5}) und bei *Limulus* (L_{1-2}) illustrieren und welche den Unterschied zwischen diesen Organen auf die verschiedene Richtung der Zellteilung in den betreffenden Beinteilen zurückführen.

Fig. 22. Schemen (Original), welche Modifikationen der auf der Fig. 20 wiedergegebenen Schemen von Kingsley darstellen. Hier ist das Übergangsstadium (*Zw*) zwischen der Kieme von *Limulus* (*L*) und der Lunge (*A*) wiedergegeben, so wie wir uns dieses Stadium vorstellen können in dem Falle, wenn die Verwandlung der Lunge langsam und nicht mutativ geschehen sollte. Die Entstehung der inneren Luftkammern resp. der im Innern des Beines verborgenen Lungenblätter anstatt der außenstehenden Kiemenblätter und das Einsinken des ganzen Beines sind darauf zurückgeführt, dass die Zellen der Hinterwand der Extremität andere Richtung bei ihrer Teilung einschlagen, d. h. zum Teil in der Richtung des Körpers, zum Teil in der des Beininnern, wie es die Pfeile andeuten. *op* Operculum, *sp* Spiraculum.

Fig. 23. Das 2. Abdominalbein (d h dasjenige des Trachealsegmentes) von *Agelena labyrinthica* Clerck (aus Kautzsch, 1910, Fig. 48, Taf. 33). Man sieht viele Mitosen auf der Hinterwand dieser Extremität, welche Kautzsch im Anschluss an Simmons 1894 als Remineszenz der früheren Faltung zu deuten für möglich hält (Kautzsch, 1910, p. 586).

Fig. 24. Schemen (Original) zur Erklärung der Beteiligung der 2. Abdominalextremität an der Bildung des Trachealsackes und des Verschwindens der Extremität infolge dieser Beteiligung (Umstülpung der Extremität).

Fig. 25. *A* und *B* zwei ältere Embryonen von *Agelena labyrinthica* nach Balfour (aus Korschelt und Heider, Lehrb. d. Entw.-Gesch. Spezieller Teil, Heft 2, 92, p. 586, Fig. 373). *A* jüngeres, *B* älteres Stadium.

Fig. 26. Schematische Abbildung eines embryonalen Stadiums der Spinnen nach der Umrollung aus Janeck, 1909, p. 627, Textfig. 37.

Fig 27. Abbildungen *Q*, *R*, *S*, *T*. — 4 aufeinanderfolgende Stadien in der Entwickelung der 4 Abdominalanhänge von *Agelena labyrinthica*. Abbild. *Q*, *R* schräg von hinten gesehen. (Aus Kautzsch, 1910, Textfig. auf der Seite 566 und 567.) *IV* das letzte Thorakalbein, *2*, *3*, *4*, *5* Abdominalanhänge des 2., 3., 4., 5. Abdominalsegments. (Erklärung im Text.)

Fig. 28 a. Sagittalschnitt durch den Anhang des 2. Abdominalsegments zur Demonstration der Lungenentwickelung, Stadium, welches zwischen dem der Abbild. *R* und *S* auf der Fig. 27 steht (aus Kautzsch, 1910, Fig. 32, Taf. 32). *IV* das letzte Thorakalbein, *1* das 1. Abdominalsegment, *2* und *3* der 2. und 3. Abdominalanhang. *coels* Cölomsack des 2. Abdominalsegmentes.

Fig. 28. Embryo von *Attus floricola* nach der Umrollung im Sagittalabschnitt, welcher die Hauptmuskeln, Entaphysen, mesodermale Entochondrites und

Segmentierung des Abdomens (durch Kombination verschiedener Schnitte) zeigen soll (aus Purcell, 1909, Fig. 41, Taf. 7). *a.ob.m 8—10* vorderer schiefer Muskel der Segmente 8 u. 10. *d.l.m 8—15* dorsaler longitudinaler Muskel in den Segmenten 8—15. *d.v.l.m* Längsmuskel, an den Seiten des Proctodaeums und das letzte Dorsalmuskelsegment mit dem letzten Ventralmuskelsegment verbindet. *d.v.m 7—10* dorsalventrale Muskeln an den hinteren Grenzen der Segmente 7—10. *ec.t 8—11* Entapophysen (Apodeme) hinter den Extremitäten der Segmente 8—11. *end* Entoderm, *g* Genitalstrang, *lb* Lunge, *p.ob.m 8—11* hinterer schiefer Muskel der Segmente 8—11, *proc* Proctodaeum, *st.p* sterkorale Tasche, *sp* Spiraculum, *t 8—11* Entochondrites, *vl.m 7—11* Segmente des ventralen longitudinalen Muskels in Segmenten 7—11, *v.sin* ventraler Sinus des Abdomens, *yk* Dotter.

Fig. 29 Embryo von *Attus floricola* auf dem Stadium mit 5—6 Lungenfalten. Rekonstruktion der rechten Extremität des Lungen- und Trachealsegmentes, welche von innen aus gesehen wird. Von den mesodermalen Elementen sieht man nur 2 Segmentalröhren (*seg.t 8* und *9*). Die Grenzen der Beinbasis, auch das Lumen der Lungen- und Trachealsäcke sind mit punktierten Linien angedeutet. *ab.app 1—3* abdominale Extremitäten der Segmente 2—4, *ant* vorn, *ar 7—9* ektodermale Bezirke („ectodermal areas"), an welche die Segmentenden der ventralen longitudinalen Muskeln sich ansetzen, zu der Zeit, wo Entochondrites gebildet werden. *dors(lat)* dorsale (ursprünglich laterale) Seite, *lb* Lunge, *post* hinten, *pulm.l* Lumen des Lungensackes, *pulm.prol* das wachsende Ende des Lungensackes, *segm.t 8—9* Segmentalröhren der Segmente 8—9, Entochondrites, *tr.l* Lumen des Trachealsackes, *tr.prol* das wachsende Ende des Trachealsackes, *tr.s* Trachealsack, *vend(med)* ventrale (ursprünglich laterale) Seite (aus Purcell's Fig. 27, Taf. 6).

Fig. 30. Embryo von *Attus floricola* nach der Umrollung. Rekonstruktion nach der Serie von transversalen Schnitten durch die Tracheenanlage und durch die Muskeln und Entochondrites (nur auf der rechten Seite dargestellt). Dasselbe Stadium wie auf der Fig. 28, wenig entwickeltes Lumen der Anlage ist mit punktierter Linie angedeutet. *a.ob.m 10* vorderer schiefer Muskel des 10. Segmentes, *ant* vorn, *ec.t 9* Entapophyse (medianer Tracheenstamm) des 9. Segments, *inf* Ektodermfalte, *lat* Außenseite des Embryos, *v.l.m 9—10* ventraler longitudinaler Muskel der Segmente 9 u. 10, *post* hinten, *sp* Spiraculum, *spin.m 10* Muskeln, welche zu der Vorderseite des 1. Spinnwarzenpaares gehen, *t, t 9* Entochondrites, *tr.l* Lumen des Trachealsackes, *tr.pl* „Tracheal plate", *tr.pol* das wachsende Ende des Trachealsackes, *med.pl* Medianebene des Embryo (aus Purcell, 1909, Fig. 28, Taf. 6).

Fig. 31. *Attus floricola* nach der ersten post-embryonalen Häutung. Ähnliche Rekonstruktion der Tracheenanlage wie auf Figur 30. *a.ob.m 10* vorderer schiefer Muskel des 10. Körpersegments), *ec.t 9(m.tr)* Entapophyse (medianer Tracheenstamm des 9. Körpersegments, *l.spin.m 10* lateraler Muskel, welcher zur Vorderseite der ersten Spinnwarze geht (im 10. Körpersegment), *med.pl* Medianebene des Embryo, *m.spin.m* medianer Muskel, welcher zur Vorderseite der ersten Spinnwarze geht (im 10. Körpersegment), *ped* „Pedicel" (durch Chitin gestützter Eingang in den Tracheenapparat), *sp* Spiraculum, *rd* Chitinverdickung an der lateralen Seite des Tracheeneingangs („Pedicel"), *t, t 9, t 10* Entochondrites, *tr.l* Lumen des Trachealsackes, *tr.m* transversaler Muskel auf der lateralen Seite des „Pedicel", *tr.prol (l.tr)* lateraler Tracheenstamm (aus Trachealsack entstanden), *v.l.m 9—11* ventraler longitudinaler Muskel der Segmente 9—11, *x* Stelle, mit

welcher Entochondrites an der Hypodermis befestigt ist (aus Purcell, 1909, Fig. 29, Taf. 6).

Fig. 32. *Attus floricola.* Das Trachealsystem. Die Enden der sekundären Tracheenröhrchen sind nicht eingezeichnet. *can* Kommunikationskanal zwischen den beiderseitigen Tracheen, *l.tr* lateraler Tracheenstamm (Homologon der Lunge), *m.tr (ec.t 9)* medianer Tracheenstamm (Homologon der Entopophyse), *ped* durch Chitinverdickung gestützter Eingang („Pedicel"), *rd* Chitinverdickung derselben, *sp* Spiraculum, *spi* miteinander anastomisierende Chitinfortsätze der trachealen Chitinauskleidung, *vest* Vestibulum (aus Purcell, 1909, Fig. 31, Taf. 6).

Fig. 33. *Linyphia triangularis* (erwachs. ♀). Chitinskelett des basalen Teiles des Tracheensystems. *can* Kommunikationskanal, welcher den lateralen mit dem medianen Tracheenstamm an einer Seite und beide Stämme mit den entsprechenden Stämmen der anderen Seite verbindet. *l.tr* lateraler Tracheenstamm (Homologon der Lunge), *m.tr(ec.t 9)* medianer Tracheenstamm (Homologon der Entapophyse), *ped* durch Chitinverdickung gestützter Eingang (Pedicel), *rd* Chitinverdickung derselben, *sp* Spiraculum, *spi* miteinander anastomisierende Chitinfortsätze der trachealen Chitinauskleidung), *vest* Vestibulum (aus Purcell, 1909, Fig. 25, Taf. 5).

Fig. 34. *Linyphia triangularis* (erwachs. ♂). Sagittaler Schnitt durch das Vestibulum der Tracheen, geführt in der Ebene, welche auf der Fig. 33 mit Linie und Buchstaben, „Fig. 24", angedeutet ist. *can* Kommunikationskanal, welcher die beiderseitigen Teile des Tracheensystems und den lateralen Stamm mit dem medianen Stamm derselben Seite verbindet. *cu* Chitin, *sp* Spiraculum, *spi* miteinander anastomisierende Chitinfortsätze der Chitinauskleidung, *ped* „Pedicel" (aus Purcell, 1909, Fig. 24, Taf. 5).

Fig. 35. *Attus floricola.* Sagittalschnitt durch die Querfalte und die Entapophysis des Lungensegments, geführt in der Ebene, welche auf der Fig. 5 durch die mit „Fig. 23 a" bezeichnete Linie angedeutet ist (vgl. mit dem entsprechenden Sagittalschnitt durch die ganz ähnliche Querfalte des Trachealsegments auf Fig. 34). *ant* vorn, *can* Kommunikationskanal, welcher die Lunge und die Entapophyse auf ein und derselben Seite und die beiderseitigen Lungen und Entapophysen im 8. Körpersegment miteinander verbindet. *cu* Chitin, *ec.t 8* Entapophyse des Lungensegments (vgl. Fig. 5), *interp.fld* Querfalte zwischen beiden Lungen, in derem Grunde der Kanal *(can)* liegt, *spi* miteinander anastomisierende Chitinfortsätze der Chitinauskleidung (aus Purcell, 1909, Fig. 23 a, Taf. 5).

Fig. 36. *Filistata capitata blentr.* Tracheenapparat nach Lamy (aus Purcell, 1909, Textfig. 5, p. 72). *ect. 9* Entapophysis (funktioniert noch nicht als Trachee, *l.tr* lateraler Tracheenstamm (Homologon der Lunge).

Fig. 37. *Segestria senoculata* (erwachs. ♀). Schiefer transversaler Schnitt (unter dem Winkel von 38° zu der Horizontalebene geführt) durch den basalen Teil des Tracheenstammes (kombiniert nach mehreren Schnitten). *bf* Basale Falte des Tracheenstammes, *cu* Chitin, *ect. 9* Entapophyse des Tracheensegments (hier nicht zum medianen Tracheenstamm umgewandelt), *hy* Hypodermis, *hy'* fibröser Teil der Hypodermis der Entapophyse, *lat* Außenseite des Embryo, *m* Muskeln, *ma* Matrixzellen, *med* Innenseite (gegen die Medianebene des Embryo gerichtet), *ped* Eingang in den Tracheenstamm („Pedicel"), *spi* miteinander anastomisierende Chitinfortsätze, *t9* Entochondrites, *tr* Tracheenstamm, *vent* ventrale Fläche des Embryo (aus Purcell, 1909, Fig. 32, Taf. 6).

A Note on the Occurrence of Nematocysts and Similar Structures in the Various Groups of the Animal Kingdom.

By C. H. Martin, M. A., The Hill, Abergavenny.

With 8 Text figures.

I. Introduction.
II. Nematocysts and Similar Structures in
1. *Protozoa.*
2. *Sponges.*
3. *Turbellaria.*
4. *Nemertinea.*
5. *Mollusca.*
6. *Chordata.*
III. Conclusions.
IV. Literature List.
V. Description of Figures.

I. Introduction.

The number of groups of the animal kingdom in members of which Nematocysts have been described has not, I believe, been commonly recognised, since the references in the literature are very scattered, and in most instances have not found their way into the text books.

In this paper I have tried to put together all the references I could find to the occurrence of Nematocysts in various animals, and although this list is probably by no means exhaustive, still it includes representatives of no less than six Phyla (viz., *Protozoa*, *Sponges*, *Turbellaria*, *Nemertinea*, *Mollusca*, *Chordata*). In many of these instances the animals are so rare that it seems hopeless to delay publication until a personal examination has been made of each case, so that I have thought under the circumstances that the publication of a summary examination of the evidence even in these cases might not be without value.

The terminology of Nematocysts is in such a confused state that it will first be necessary to define clearly in what sense the various terms are used in this paper, since in most cases it seems quite impossible to harmonise the various usages to which these terms have been put by previous authors.

A Nematocyst in a Coelenterate consists of a capsule containing a rolled-up thread and an amorphus substance; the thread can be everted when the Nematocyst is placed under suitable conditions, and then remains attached to the capsule (distinction from the Spirocysts of Anthozoa).

A Nematocyst or Cnida is apparently always developed singly in a special cell, the Nematoblast or Cnidoblast. The word Nematoblast (= Cnidoblast) is here used for the cell which is about to form or has formed a Nematocyst. This seems to be the most

general usage of these terms, e. g. (Delage, Sedgwick, Bourne, Fowler, etc.) although Chun and Bedot have attempted to confine this word to that part of the Nematoblast cell which is actually converted into the Nematocyst, and Grosvenor has I think unfortunately used the word Nematoblast in Aeolids for the cells in the cnidosacs which ingest the Nematocysts (vid. p. 482 of his paper "On the Nematocysts of Aeolids"). —

"It is round this basal end of each cnidoblast that the membranous cyst is first secreted; the cnidoblast itself is drawn away from this point towards the lumen of the cnidosac, and does not apparently take part in the secretion of the cyst, but in the meantime ingests nematocysts at its opposite end, which remains naked and amoeboid."

It will not be necessary to give here a full history of the earlier theories of the mechanism of the Nematocyst explosion, as this has already been done by Lendenfeldt in his two valuable summaries of Nematocyst work published in the Biologisches Centralblatt for 1887 and 1897.

In nearly all these early theories the main cause of the explosion of the Nematocyst was thought to be a contraction either of a muscular wall surrounding the Nematocyst, e. g. Chun or of the capsule wall itself, and as Lendenfeldt remarks, p. 522, „Es ist selbstverständlich, dass alle diese Erklärungen der mechanischen Schussursache, eine Verkleinerung des Volumens der Kapsel beim Schusse, wie sie Zoja (s. o.) auch tatsächlich beobachtet haben will, voraussetzen."

Now it is the great merit of Iwanzoff, 1896, that he seems to have been the first to regard the Nematocysts as absolutely dead structures the mechanism of which could be explained on purely physical grounds. He was able to show quite clearly that Nematocysts could explode under conditions which absolutely exclude all possibility of a nervous, muscular or cytoplasmic factor (p. 141).

Iwanzoff's explanation depends upon the fact that the cause of the expulsion of the thread is the entrance of water into the capsule.

The whole of the factors involved in the discharge of a Nematocyst in a Coelenterate are not, yet I believe, satisfactorily accounted for. But the main fact that the process is, as far as the capsule is concerned, a purely physical one, is I think abundantly clear.

There seems to be no necessity to enter here into a detailed account of the work of later authors in this field, nor of the vast literature that has grown up on the subject of the development of the Nematocyst. There is however one point in the behaviour of Nematoblasts which I should like to refer to here, and that is their power of conveying in a hydroid the Nematocyst from the point

at which it is developed to the point at which it is used. This interesting subject was first opened up by the work of Hadzi, and the behaviour of the Nematoblast in these cases seems to present an interesting analogy to the behaviour of the Phagocyte cells in *Turbellaria*, which carry the ingested Nematocysts from the gut to their definitive position under the skin. To this point I will return in the conclusion of this paper.

In addition to the true Nematocysts referred to above, which are I believe only developed in and characteristic of the group of Coelenterates, certain structures have been described under the name of Nematocyst in other animals. For the purposes of this paper I have decided to divide all these structures into five categories. —

(1) Autocnidae.

By this term I wish to imply that the Nematocyst has been developed singly, in a true Nematoblast within the tissue of its possessor. The Autocnidae are I believe confined to and characteristic of a single group of *Metazoa* the Coelenterates.

(2) Cleptocnidae[1]).

Under this term I wish to include the Coelenterate Nematocysts which have been ingested with the food and are found in an unexploded condition in the tissue of their possessor (e. g. the Nematocysts of Aeolids, *Turbellaria*, etc.).

(3) Pseudocnidae.

Under this term I wish to include a number of structures which are almost certainly not homologous, and which have often been confused with true Nematocysts. This group is a very heterogeneous one, it includes on the one hand structure containing a spiral thread which can be discharged, e. g., the Nematocysts of certain Nemertines. Structures which can under certain conditions emit a thread, but in which the thread is not pre-formed within a capsule (e. g., The so-called Nematocysts of Epistylis and *Otoplana*) and a certain number of structures which have been described as Nematocysts especially amongst the *Turbellaria*, and in which no trace of a thread has been discovered.

(4) Polar Capsules.

These structures appear to be strictly analogous structures as regards development, structure, and mechanism, to the Nematocysts of Coelenterates, but they are confined to and characteristic of a single group of the *Sporozoa*.

---

1) For the suggestion of this useful term I am indebted to my former Tutor, Mr R. T. Günther, of Magdalen College, Oxford.

	(1) Autocnidae	(2) Cleptocnidae	(3) Pseudocnidae	(4) Polar Capsules	(5) Spirocyste
I. *Protozoa*					
(1) Sporozoa				Cnidosporidea	
(2) Dinoflagellata		Polykrikos (?)			
(3) Ciliata		Holophrya oblonga	Epistylis umbellaria		
		Kentrona			
(4) Acinetaria		Ophryodendron sertulariae			
		„ abietinum			
II. *Coelenterata*	Cnidaria				Anthozoa
III. *Porifera*		Renierina (?)			
IV. *Turbellaria*					
(1) Rhabdocoelida		Microstomum lineare	Alaurina viridirostrum		
		„ rubroculatum	Polycystis Nagelii		
		„ ingens	„ mamertina		
		Stenostoma sieboldii	Trigonostomum armatus		
		Pseudostoma mollissima (?)	Otoplana setosa (?)		
		Allostoma monotrochum			
(2) Polycladida		Stylochoplana tarda	Anonymus virilis		
V. *Nemertinea*			Micrura purpurea		
			„ dellechiajei		
			Cerebratulus urticans		
			Lineus geniculatus		
VI. *Mollusca*					
(1) Gastropoda		Aeolidoidae			
(2) Cephalopoda		Tremoctopus microstoma			
VII. *Chordata*			Appendicularia urticans		

(5) Spirocysts.

These structures, as far as I am aware, are confined to one group of the Coelenterates the *Anthozoa*. They are hollow capsules containing a solid spiral thread, in which the thread is discharged as a whole and is of course not everted. In the following table an attempt has been made to distribute the various structures which have been described as Nematocyts in the various animals into these five categories. The evidence on which this distribution is based will be found in a later part of this paper.

Part II. **Nematocysts and Similar Structures in (1) The *Protozoa*.**

In this part of my paper I do not propose giving any detailed account of the polar capsules of the Cnidosporidea, or the Trichocysts of Ciliates. On the other hand, I propose to discuss in some detail,

(1) The Cleptocnidae found in certain Ciliates and Acinetaria.

(2) The Cleptocnidae of the Dinoflagellate Polykrikos.

(3) The Pseudocnidae of Epistylis Umbellaria.

The polar capsules of the spores of the Cnidosporidea are small chitinous (?) pear shaped capsules containing a spirally coiled thread and developed singly in special cells, the Capsulogenous cells. The thread can under suitable conditions be everted in a manner absolutely analogous to that in the exploding Nematocyst of a Coelenterate, and probably serves for the attachment of the spore to the gut wall of the host, cf. Doflein, p. 861. As regards the development of these structures Awerinzew states on page 101 of his „Studien über parasitische Protozoen", 1909. —

„Obgleich es mir, infolge der unbedeutenden Größe des Objektes, nicht gelungen ist, die Bildung der Polkapseln in den Sporen von *Ceratomyxa drepanopsettae* in erschöpfender Vollständigkeit zu verfolgen, so erweist sich doch die Entwickelung dieser Kapseln nicht allein in ihren allgemeinen Zügen, sondern auch in allen Einzelheiten, als durchaus übereinstimmend mit der Entwickelung der Nesselorgane bei den *Coelenterata* (vgl. Iwanzoff, 1897)."

The Trichocysts of Infusoria have been defined by Doflein in the following passage, p. 285 of his „Lehrbuch der Protozoenkunde"

„Trichocysten sind im Kortikalplasma liegende, besonders bei holotrichen Infusorien weitverbreitete stäbchen- und spindelförmige Gebilde, welche durch ihre starke Lichtbrechung auffallen. Sie sind vielfach in kleinen Gruppen an verschiedenen Stellen im Körper angehäuft oder ziemlich gleichmäßig über dessen Oberfläche verteilt, zu welcher sie senkrecht stehen. Bei Einwirkung von chemischen Reizen oder von Druck werden sie ausgeschnellt, wobei sie zu langen Fäden werden, deren Enden bei manchen Infusorien

im Körper stecken bleiben (z. B. *Lionotus*), während sie bei anderen ganz ausgestoßen werden. Man hat diese Bildungen als Angriffs- und Schutzwaffen gedeutet; doch ist diese Deutung unsicher, und es ist möglich, dass die Ausstoßung nur bei starken Reizen infolge von Quellungserscheinungen erfolgt."

The history of the earlier observations of these structures has been given by Bütschli in his account of the *Protozoa* in Bronn's Tierreich, p. 1459. From this it would appear that the discharge of these structures was first observed by Allmann in 1855. He compared them to the Nematocysts of Coelenterates, but this view seems now entirely discarded. For example, Minchin in his introduction to the Study of *Protozoa*. 1912, p. 447, states — "Nor does there seem to be any ground for comparing it (the Trichocyst) to a Coelenterate Nematocyst or to a polar capsule of a Cnidosporidian spore".

More modern views on the structure and mechanism of Trichocysts can be found in the works of Schuberg and Khainsky.

In my paper on "Some Observations on Acinetaria, Part 3, The Dimorphism of Ophryodendron", Q. J. M. S., Vol. 53, Part 3, May 1909, I have already had occasion to refer to two cases of the presence of Cleptocnidae in the Ciliates in *Kentrona* and *Holophrya oblonga*.

The *Kentrona* in question were found crawling on rather moribund hydra, and were found to contain undischarged Nematocysts of the hydra in fair numbers.

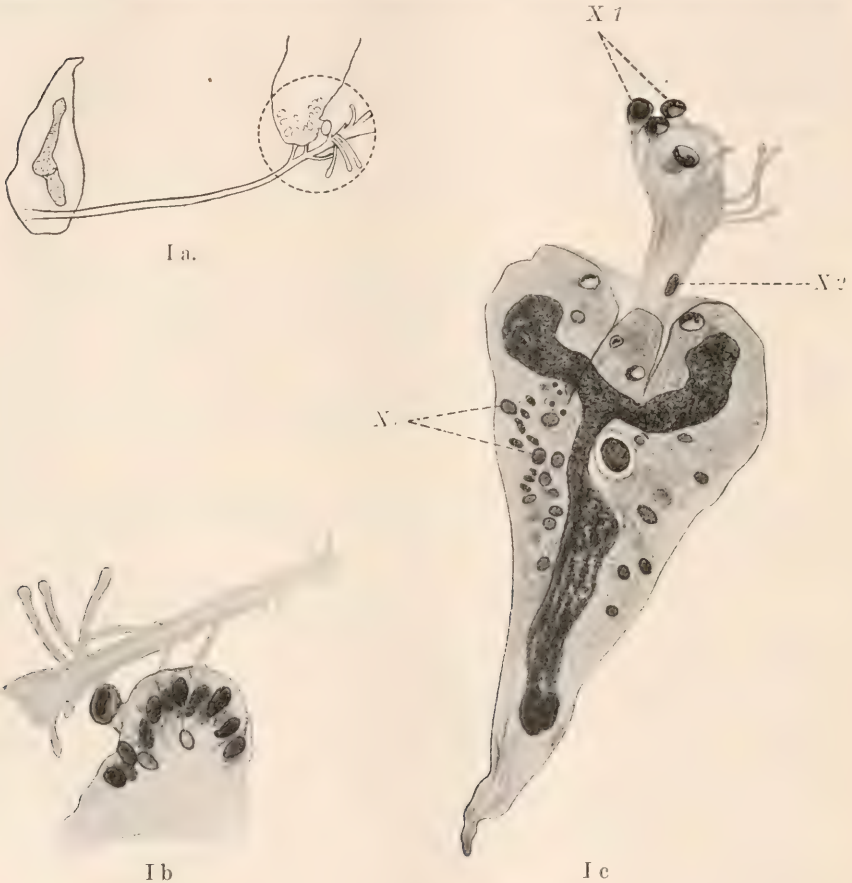
In Naples, in the year 1908, I met with a large holotrichous Ciliate, which I am inclined to identify with *Holophrya oblonga*, crawling on the stalks of Eudendrium. The Ciliate was found to contain two kinds of Nematocyst absolutely identical with those of the Eudendrium. It also contained large numbers of chromatin granules, which I am inclined to derive from the partly digested nuclei of the Nematoblast cells of the hydroid. A direct proof of the origin of similar chromatin granules and Nematocysts in the case of an *Acinetaria Ophryodendron abietinum* has been given by me in my paper on this form in the Q. J. M. S., Vol. 53, 1909, —

"*Ophryodendron abietinum* was first discovered by Claparède and Lachmann in 1855 on Campanularia from the North Sea . . ."

"They recognised in the interior of some animals both of the veriform and proboscidiform type small corpuscles 'tout a fait semblables aux organes urticants des Campanulaires' (p. 144), but as all their efforts to surprise the animal at the moment of feeding were vain (p. 145), they concluded that 'les corpuscles particuliers qu'ils renferment sont peut-être comparable aux trichocystes d'autres infusoires'."

On page 645 of the paper referred to above will be found an account of the method of feeding in Ophryodendron. –

"In an *Ophryodendron abietinum* which was drawn while feeding, it was noticed that the tentacles of the Ophryodendron were wrapped around the tentacles of the hydroid. After a short time the proboscis of the Ophryodendron was retracted, and the nematoblasts with their contained nematocysts could be seen sticking for some



time in the aperture of the tentacles, giving the tentacles a curious knobbed appearance. It is this appearance that is possibly responsible for the figures of knobbed tentacles in Ophryodendron.

The nematoblasts could now be seen passing down the proboscis into the body of the animal with a peculiar gliding motion. In the course of this passage the long axis of the nematocyst was always parrellel to the long axis of the proboscis; and when the nematoblasts passed simultaneously down the proboscis they followed parallel paths, thus indicating a feature that has already been

described in the sections of the proboscis, the prolongation of the tentacles as separate tubes down the proboscis. The first stage in feeding is shown in Pl. 15, figs. 1 and 2, in which one nematoblast has been pulled out of its position in the ectoderm of the hydroid, the later stage is shown in a drawing from a living specimen, text-fig. 3, and from a stained preparation Pl. 15, fig. 3. It would seem that the size of the nematoblasts prevents their passage down the tentacles as long as the proboscis is in its fully extended condition.

After passing down the proboscis the ingested ectodermal cells may be found (Pl. 15, fig. 3) lying in the cytoplasm of the Ophryodendron, and in some cases the whole body is absolutely blocked by them. The cytoplasm of these cells seems to undergo fairly rapid digestion, but the nucleus is far more resistant; in early stages the nucleus retains its characteristic shield-shape and vacuolar appearance, but under the influence of the digestive enzyme its structure breaks down, and finally the only trace left of it is a number of dots of darkly staining matter lying in small vacuoles dotted through the cytoplasm of the animal."

In all these cases of the presence of Cleptocnids in *Protozoa*, there is no evidence that these structures are of any value to the animals that contain them, and in this point these cases differ from the Cleptocnid in Turbellaria and Aeolids which are described below.

IIa.

IIb.

There is one further case of the occurrence of Nematocysts in the group of *Protozoa* which I am inclined to place in this category, and that is the occurrence of Nematocysts in the Dinoflagellate Polykrikos. I have unfortunately never been able to obtain an example of this animal, and therefore it is impossible for me to arrive at a definite conclusion of this question.

These structures are fully described by Bütschli in his work on *Protozoa*, Band I, p. 970,

„Zu den merkwürdigsten Erzeugnissen des Plasmas einer Dinoflagellatenform gehören die Nesselkapseln und sind in vieler Hinsicht beachtenswert. Einmal, weil sie unter den zurzeit bekannten Formen ganz unvermittelt bei der einzigen Gattung Polykrikos auftreten und weil sie viel höher entwickelt sind als bei sonstigen Protozoen. Wohl begegnet man ja bei Flagellaten und Ciliaten nicht selten den in mancher Hinsicht nesselkapselartigen Trichocysten, nur bei einer einzigen Ciliatenform aber (*Epistylis flavicans*) wurden echte Nesselkapseln beobachtet, die wir unter den Protozoen sonst nur noch bei den Myxosporidien finden. Doch ist die Ausbildung der Kapseln in den letztgenannten Fällen eine viel ein-

fachere, während diejenigen der Polykrikos denen der Cölenteraten selbst in feineren Verhältnissen entsprechen.

Die Kapseln liegen in nicht gerade sehr erheblicher Zahl in der äußeren Plasmaregion des Körpers (55, 8; *nk*), dem Ektoplasma Bergh's, und treten, wie letzterer nachwies, in verschiedenen Entwickelungsstadien auf, wodurch der Einwand, dass sie nicht genuine Teile des Organismus seien, widerlegt wird."

The presence of developing stages of Nematocysts in an animal is no argument against their possible exogenous origin since it is just as possible for an animal to eat developing as mature Nematoblasts in its hydroid prey. The view that these Nematocysts of Polykrikos are of exogenous origin is by no means new, since Saville Kent had already formulated it in his Monograph of the Infusoria.

Personally as I stated above I am inclined to place these structures in the category of Cleptocnids, and if in the future this origin of the Nematocyst can be definitely proved it would le very temptingto regard the Micronuclei described by Bergh for Polykrikos and which are absolutely unique in the Dinoflagellates as the ingested nuclei of the Nematoblast cells.

The Pseudocnidae of Epistylis Umbellaria.

The history of these interesting structures is given in a concise form by Bütschli, page 1469, in his work on the *Protozoa*. —

„Die Entdecker der Organe, Claparède und Lachmann, bemerkten den Faden nicht und wagten kein Urteil über ihre Bedeutung. Auch Engelmann (1862, p. 26) kam nicht weiter. Erst Greeff entdeckte den Faden und das Ausschnellen. Dennoch zögerte er, sie bestimmt als Nesselkapseln anzuerkennen, da die Möglichkeit, dass sie von außen eingedrungen seien, nicht ausgeschlossen wäre."

Bütschli has also described the form and distribution of these structures in a passage on page 1468 of his work on *Protozoa*.

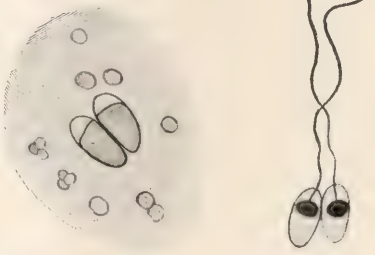
„Die Nesselorgane der Epistylis Umbellaria entdeckten Claparède und Lachmann 1858. Sie liegen ziemlich zerstreut in der Kortikalschicht, der Oberfläche parallel, nicht senkrecht zu derselben. Mit seltenen Ausnahmen (Claparède, Greeff) sind stets zwei der länglichen, etwas bohnenförmigen Kapseln paarweise zusammengestellt (74, 76, *e*) indem sie sich mit ihren geraden oder sogar etwas konkaven Längsseiten berühren . . . Die beiden Kapselpole sind mäßig zugespitzt; der eine ist etwas stumpfer und von ihm entspringt der in dem Kapselinnern aufgerollte Faden. Letzterer läuft, wie in den Kapseln der Cölenteraten, zunächst eine kleine Strecke in der Achse nach hinten und rollt sich hierauf in engen Schraubenwindungen auf. Hauptsächlich deshalb erscheint

wohl das stumpfe Ende hell, der größere Teil der Kapsel dagegen, welcher den dicht aufgerollten Fadenabschnitt enthält, dunkel. Die gleichnamigen Kapselpole sind gewöhnlich in den Paaren gleichgerichtet, zuweilen (Bütschli) schauen sie jedoch auch nach entgegengesetzten Seiten.

Spontane Entladung wurde bis jetzt nie beobachtet; doch kann man die Kapseln durch Druck leicht zur Explosion bringen. Der Faden tritt dann in etwa 8—10facher Länge der Kapsel hervor und die ziemlich derbe Wand der letzteren ist deutlich zu erkennen. Nach Greeff widerstehen die Kapseln der Einwirkung von Kali.

Dass die Gebilde echte Nesselkapseln sind und daher auch zweifellos wie solche funktionieren, ist nicht fraglich; ebensowenig jedoch, dass sie genuine Erzeugnisse der Epistylis sind. Schon die paarweise Vereinigung ist so charakteristisch, dass jeder Zweifel unmöglich scheint."

My reasons for placing these structures in the category of Pseudocnidae rest principally upon some observations on the living animal. The Pseudocnidae in the specimens I examined were found in pairs, and in the undischarged state they seemed to be elliptical capsules with a clear area at one pole and a rather darkly gelatinous content. In the unexploded condition, in spite of careful search I could find no trace of a preformed thread. In forms treated with methylene blue in 1% acetic acid in distilled water a thickish thread was discharged from the clear pole of the Pseudocnidae. This thread could be traced back into the amorphous mass which remained in the capsule and which in the discharged Nematocyst was reduced to about one-third of its original volume. In sections of these structures I could find no traces of the thread.



III a. III b.

I am inclined to regard these structures as highly developed Trichocysts, since the characteristic preformed thread of a true Nematocyst seems as far as my observations go to be absent.

II. (2) *Sponges.*

In a paper on „Nesselzellen und Samen bei Seeschwämmen" in the Archiv für Mikr. Anatomie, Band VIII, Eimer has described Nematocysts in certain Sponges. On page 281 of this paper he states:

„Das wichtigste dieser Ergebnisse ist das, dass ich mehrere Arten von Kieselschwämmen mit Nesselzellen gefunden habe.

Die betreffenden Schwämme sind den Renierinen (O. Schm.) teils nahestehend, teils gehören sie in diese Familie."

As far as I can gather from the paper, which is not too clear, Eimer discovered Nematocysts in four distinct species of Sponge, none of which he names definitely.

As regards the description of the Nematocysts in the Sponge itself, I shall merely quote a passage on page 282. —

„In diesem Gewebe liegen überall Nesselzellen zerstreut, einzeln oder in kleinen Häufchen, und zwar sehr zahlreich. Eine sehr bestimmte Anordnung zeigen diese Nesselzellen nicht. Sie liegen aber sehr oft um die Nadeln herum und umgeben am häufigsten die Einströmungsöffnungen in deren ganzem Verlauf. In besonders großer Menge aber kleiden sie die Magenhöhle des Schwammes aus; allein auch hier kommen sie nicht etwa in einer zusammenhängenden Lage vor, sind vielmehr zerstreut, wie im Innern. Dagegen scheinen sie auf der Oberfläche des Tieres sich nicht zu finden."

IV b. IV a.

Eimer gives two rough diagrams of the Nematocysts in their exploded condition which are copied in Text Figure IV.

Iwanzoff on page 354 of his paper „Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwickelung der Nesselkapseln der Cölenteraten" states:

Ich untersuche einige von den von Eimer angegebenen Formen, doch konnte ich keine Nematocysten finden. Es ist sehr möglich, dass Eimer durch kleine im Leibe der Schwämme parasitierende Hydroiden irre geleitet wurde. Derselben Meinung ist auch Prof. Vosmaer, wie ich aus persönlichem Gespräche erfahren habe."

As far as I am aware these parasitic hydroids in Sponges are of a purely hypothetical nature, and until they have been adequately described I have felt that it would be safer to regard these Nematocysts of Sponges as Cleptocnids.

It is important to note that these Sponges were attached to the carapace of a crab, and it would seem possible that occasionally the inhalant currents of the Sponge might carry Nematocysts from Coelenterates which had been torn up by the crab into the tissue of the Sponge, where they might be engulfed by Phagocytes. This hypothesis would appear to me to explain Iwanzoff's failure to find Nematocysts in the Sponges which he examined, and also the remarkable resemblance of the Nematocysts of *Palythoa axinellae* as figured by Iwanzoff to the second Nematocyst figured by Eimer.

II. (3) *Turbellaria.*

The references to the early literature on the occurrence of Nematocysts in the Turbellaria can be found in my paper "On the Nematocysts of Turbellaria", Q. J. M. S., Vol. 52, 1908.

In dealing with the group Rhabdocoelida in which the nomenclature appears to change in a somewhat kaleidiscopic fashion, I have decided in this paper to use the names given in von Graff's volume on the Turbellaria in Bronn's Tierreich. In some cases therefore the names in this list do not agree with the names given in my previous paper which were taken from von Graff's Monograph on the Turbellaria.

It appears to me that the Nematocysts described in the Rhabdocoelida can be treated in two categories, (a) Pseudocnidae, (b) Cleptocnidae.

(a) Pseudocnidae.

Under this category I am inclined to place the cases described for the occurrence of Nematocysts in *Alaurina viridirostrum*, *Polycystis Nagelii*, *Polycystis mamertina*, *Trigonostomum armatum*, and *Otoplana setosa*.

I have given the evidence on which I am inclined to regard the so-called Nematocysts of *Polycystis Nagelii* and *P. mamertina* as rhabdites possibly specialized for prehensile purposes in my former paper. The Nematocysts described by Jensen in *Trigonostomum armatum* have already been placed by von Graff in the category Sagittocysts, though it is evident that he does so with some feeling of reserve (see p. 2040).

„Ob diese, bei den *Acoela* (S. 1916) in so charakteristischer Ausprägung vorhandenen, spindelförmigen Körper mit einer in Flüssigkeit suspendierten Zentralnadel bei den *Rhabdocoelida* in derselben Weise ausgebildet sind, ist einstweilen noch fraglich. Indessen gehören wahrscheinlich hierher die langen, hohlen, stabförmigen Körper von *Trigonostomum armatus* (Jens.), welche nach Jensen (335, p. 10; III, 15a, u. a., 19) in zwei, im Beginne der zweiten Körperhälfte anfangenden, die Mitte der Bauchfläche einnehmenden Straßen nach hinten ziehen, um nahe dem Hinterende nach außen abzubiegen und an die Hautoberfläche zu treten. Sie haben eine Länge von 34, sind langgestreckt, in ganzer Länge gleich breit und an den Enden abgestumpft und jedes dieser Stäbchen soll einen feinen Zentralfaden besitzen, den jedoch Jensen niemals ausgestoßen sah."

In this category of Pseudocnidae I am inclined to place the oval bodies described by Mereschkowsky as Nematocysts in *Alaurina viridirostrum*. In none of these cases has the expulsion of the thread been described, but the state of affairs is very different

in the case of the Nematocysts of *Otoplana setosa* described by Du Plessis. Von Graff states on page 2042. —

„Dieselben bilden lange und dicke Bündel, deren Spitzen über die Oberfläche der Haut vorragen. 'L'animal peut comme les autres Monotes rejeter ces baguettes au dehors à volonté et sur les préparations colorées au bleu d'aniline on voit que de chacune de ces baguettes peut sortir un très long filament. Ce sont donc des vrais nématocystes' (Du Plessis)."

If this account is accepted it would appear that we have here a case precisely analogous to that of the Pseudocnidae of the Nemertinea which are described below.

(b) Cleptocnidae.

In this category I am inclined to place the instances of the occurrence of Nematocysts in *Microstomum lineare*, *Microstomum rubroculatum*, *Microstomum giganteum*, *Microstomum papillosum*, *Stenostoma Sieboldii*, *Pseudostoma mollissima* and *Allostoma monotrochum*.

The clearest case of the occurrence of Cleptocnidae in the Turbellaria is that of the nematocysts of Hydra in *Microstomum lineare*.

"The Nematocysts of Turbellaria were probably first observed by Oersted (13) in *Microstomum lineare* but he failed to recognise their true character, and described them as 'krugförmige Drüsen'. They were subsequently examined by von Siebold (17) in 1848, and he leaves no doubt as to his recognition of their nature describing them as thread cells which 'denen der Hydra auf ein Haar gleichen sollten'."

It is probably to the occurrence of these true Nematocysts in *Microstomum lineare* that we owe the numerous accounts of Nematocysts in Turbellaria given above, since it seems to have been felt that the transitional stages between these true Nematocysts and the ordinary Rhabdites of Turbellaria should be found. The proof that these structures in Microstomum are Cleptocnidae depends mainly on the following observations (vid. Q. J. M. S., Vol. 52, 1908).

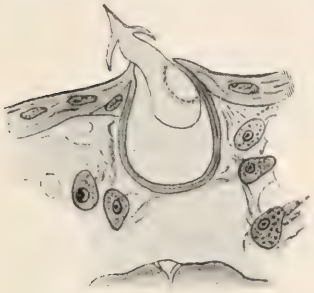
(1) *Microstomum lineare* was seen to feed readily on hydra. Under these circumstances the three types of Nematocysts characteristic of Hydra were found under the skin of the Microstomum.

(2) Some Microstomum which had fed upon *Cordylophora lacustris* were found to contain the characteristic Nematocysts of Cordylophora in place of those of Hydra.

(3) In both these cases all the stages of the transportation of the Nematocysts from the lumen of the gut to their definitive position in the skin were found in sections of the worms.

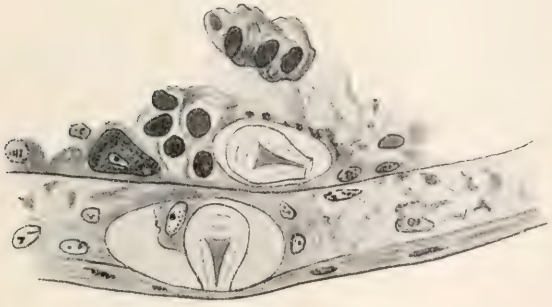
(4) Microstomum obtained from Scotch lochs at a depth beyond the region in which Hydra occurred were found to be free from Nematocysts. It is possible that this form had been previously described as a separate species under the name of Microstomum inerme.

(5) The Nematocysts in Microstomum are found lying in vacuoles under the skin and no trace of a Nematoblast cell can be discovered in the sections. The Nematocysts usually lie singly in the vacuoles, but in some instances vacuoles have been found containing three to four Nematocysts, and in these cases the Nematocysts may be of more than one type.



V a.

(6) Some Microstomum had been fed at 1 o'clock on Hydra stained intensely with Methylene blue. At 6 o'clock one of the Microstomum had a mass of blue material in its gut. Next day the colour had unfortunately faded during the process of digestion, and only in one case was a Microstomum seen with the blue Nematocysts of the stained Hydra on which it had fed under the skin.



V b.

V c.

The instances of the occurrence of Nematocysts in *Microstomum giganteum* and *papillosum* have been dealt with in the paper referred to above. In May 1908 I found a *Microstomum rubromaculatum* on some weed to which was attached some colonies of Obelia. The Microstomum contained oval Nematocysts in packets of 3—4 under the skin, and singly in the gut. These Nematocysts emitted a thread on explosion, and appeared identical with the Nematocysts of Obelia. In the case of *Stenostoma sieboldii* I was able to infect the forms which I found at Naples with the Nematocysts of Eudendrium.

There are two other cases amongst the Rhabdocoelida which I am inclined to refer with a certain amount of hesitation to this category, and those are the cases of Nematocysts in *Allostoma monotrochum* and *Ulianinia mollissima*.

The Nematocysts of *Allostoma monotrochum* were described by von Graff in the following passage. —

„Von *Allostoma monotrochum* Graff wurden (409, pag. 406, XIX, 19, b), zu je 3—4 in einer Epithelzelle eingeschlossen 3—4 w lange ovale Nematocysten bieschrieben, die einen spiral aufgerollten Faden zu enthalten scheinen. Doch bedürfen diese, wie auch die ‚*Corpuscula bacillaria cava (organa urticatoria?) multa*' des *Provortex punctatus* (Levins.) (368, pag. 179) erst noch einer genauen Untersuchung."

In this connection it is interesting to observe that Ritter-záhony in his „Beitrag zur Anatomie von *Allostoma monotrochum*" states on this subject. —

„Nesselkapseln (Nematocysten), die von Graff für *A. monotrochum* beschrieben worden sind (2, p. 406), vermisste ich jedoch."

On one occasion, in May 1908, I saw an *Allostoma monotrochum* crawling with its proboscis extended over a Campanularia, and in this case the *Allostoma monotrochum* contained Nematocysts which agreed in appearance with those of the Campanularia.

The Nematocysts in *Ulianinia mollissima* were first described by Levinsen. In his Monograph on the Turbellaria, von Graff has renamed this form *Cylindrostoma mollissima* and therefore in his new nomenclature, I suppose the correct name would be *Pseudostoma mollissima*. I have not unfortunately been able to see the original description of this form, but von Graff states on page 2042 of his account of the Turbellaria in Bronn's Tierreich. —

„Nesselorgane gleich jenen des *Microstomum lineare* werden für *Ulianinia mollissima* Levins. (368, p. 195) beschrieben."

and on the strength of this statement I am inclined to regard these structures as Cleptocnidae.

As far as I am aware there is no instance of the occurrence of Nematocysts in the Triclads and only two in the Polyclads, viz., in *Stylochoplana tarda* and *Anonymus virilis*. *Stylochoplana tarda* has as far as I know only once been found by von Graff, at Trieste. It is interesting to observe that it only differs from the common *Stylochoplana fusca* by its slightly smaller size, sluggish habits, and the possession of Nematocysts. The Nematocysts have not been figured, but are described as structures 0.01 mm long, with a thread 0.015 mm long, the base of the thread being covered with spines for a distance of 0.009 mm. This Nematocyst appears to be a very common type of Coelenterate Nematocyst, and it is tempting to regard these structures in *Stylochoplana tarda* as

Cleptocnidae. If this view be accepted, then the cases of *Stylochoplana tarda* and *fusca* will present an interesting analogy to the cases of *Microstomum lineare* and inerme described above.

Anonymus virilis has as far as I am aware only twice been found by Lang in the bay of Naples. The Nematocysts of this form are described as oval structures with a coiled thread, which lie in the parenchym and pass to the surface along special tracts. They have never been seen discharged. It seems possible from the pictures given of these structures that they are analogous to the Pseudocnidae found in Nemertines.

II. (4) *Nemertinea.*

The Nematocysts of Nemertines were first described by Max Müller in 1852 in a proboscis of a *Cerebratulus urticans*. The further literature on this subject can be found in Burger's Monograph on „Die Nemertinen des Golfs von Neapel" and his account of the Nemertines in Bronn's Tierreich, page 211. According to Burger the inner epithelium of the proboscis which of course on extrusion becomes the outer epithelium contains gland cells of many different kinds.

„Es gibt solche, die Bläschen, Stäbchen (Rhabditen), ja selbst Nesselelemente produzieren."

It does not seem necessary to go into the distrubution of the proboscis on these structures here, as a very complete account is found in Burger; page 212. As regards the Nematocysts themselves Burger states on page 212. —

„Man hat zu unterscheiden zwischen Nesselzelle und Nesselkapsel. Jede Nesselzelle enthält immer mehrere Nesselkapseln von gleicher Größe. Die Nesselzellen des Rüssels von *M. purpurea* enthalten 4—5 Nesselkapseln. Die Nesselkapsel gleicht im ganzen dem Samenkorn mancher Umbelliferen, z. B. des Kümmels. Aber sie stellt ein meist etwas gekrümmtes Stäbchen dar, das an beiden Enden ziemlich gleich dick und abgerundet ist. Die Nesselkapsel ist hohl und es ist ein Faden in ihr aufgewunden, der die Nesselkapsel mehrmals an Länge übertrifft. Dieser Faden ist ebenfalls hohl und sitzt mit dem etwas dickeren Ende an dem einen Pole der Kapsel fest. Bei *M. purpurea* sind die Nesselkapseln nur leicht in der Zelle gekrümmt, bei *M. dellechiajei* und *Cerebratulus urticans* dagegen bilden sie vollständige Haken (Taf. XII, Fig. 6). Das kommt daher, weil sie bei den letztgenannten Arten sehr lang sind und gestreckt keinen Platz in den Nesselzellen haben würden. Völlig gerade sind ferner die sehr feinen, ganz an größere Schleimstäbchen erinnernden Nesselkapseln der Nesselzellen aus dem Rüssel von *Lineus geniculatus.*

Eine Nesselkapsel aus dem Rüssel von *C. urticans* ist 0.1 mm lang, aber nur 0.002 mm breit. Ihr Faden erscheint auch bei mittleren Vergrößerungen noch haarfein "

Unfortunately I have only had one opportunity of examining these Nematocysts in *Micrura purpurea* and *Cerebratulus urticans*, and my attempts at obtaining further examples of these animals have failed. In both these cases I can feel little doubt from the examination both of fresh material and of sections that we are dealing here with capsules containing a pre-formed thread which is everted in a precisely similar manner to that of a Coelenterate Nematocyst. In the case of the Nematocysts of Micrura it was however interesting to observe that the thread swelled up and disappeared within 10 minutes of the explosion. It is perfectly clear that these cases of the occurrence of Nematocysts in Nemertines cannot be regarded as Cleptocnids, and these structures seem to differ essentially from the true Nematocysts of Coelenterates only in two points (1) in their development in packets in a single cell, (2) in the case of Micrura in the disappearance of the thread shortly after explosion.

II. (5) *Mollusca.*

In the group of Mollusca there are two instances of occurrence of Nematocysts.

The first is the well-known case of the Nematocysts of Aeolids which has been so brilliantly worked out by Grosvenor.

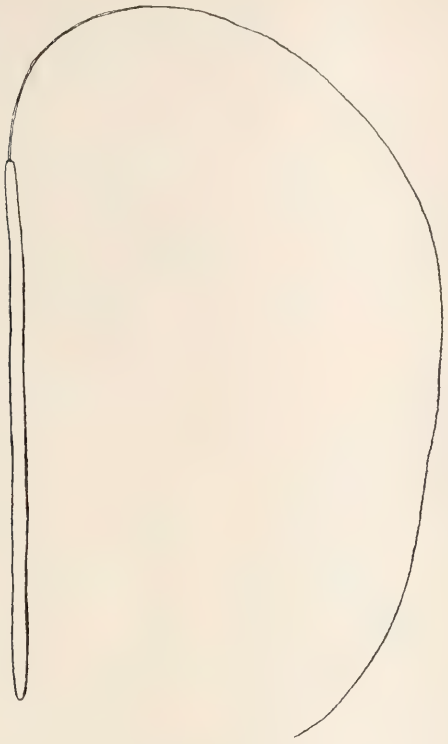
The second is the rather obscure case of their occurrence in a Cephalopod, *Tremoctopus microstoma.*

Cleptocnids in Aeolids.

It is to the work of Grosvenor that we owe the present acceptance of the view that the Nematocysts in Aeolids are derived from their Coelenterate prey. In his paper on the Nematocysts of Aeolids (Proc. Roy. Vol. 72) Grosvenor gives a short historical account of the origin of this view. From this it appears that the Nematocysts of Aeolids were found by Alder & Hancock who however in their first paper formed no very clear view as to the nature of these structures. Grosvenor the states p. that

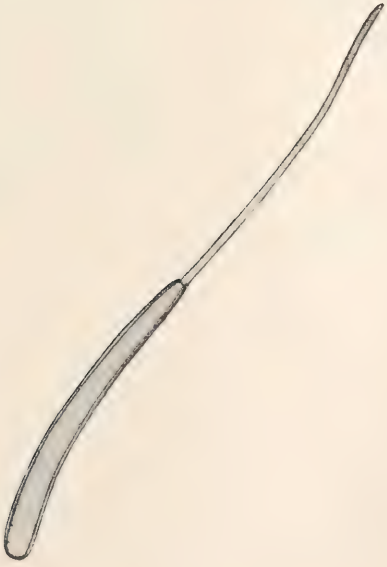
"By the time of writing the 'Monograph of British Nudibranchiata', Alder and Hancock had arrived at a true conception of the nature these bodies.

In December, 1858, T. Strethill Wright read a paper before the Royal Physical Society of Edinburgh, in which he maintained that the cnidae, or thread cells of the Aeolidae, were derived from the Hydroids on which they fed. He mentions that the same idea had previously occurred to Huxley and Gosse, and that the latter had suggested the method of proving its correctness."



VI a.

VI b.



VI c

VI d.

As an example of the evidence which Strethill Wright was able to bring forward in support of his view, we may give the fourth observation cited by Grosvenor from Strethill Wright's work. —

"An E. Drummondii, found on *Tubularia indivisa*, had nematocysts of the four kinds. found in the latter. Having fasted for 'a long time', this specimen was fed on *Coryne eximia*. Next morning its papillae and alimentary canal were crowded with the cnidae of *Coryne mixed* with those of Tubularia."

These observations were unfortunately completely overlooked, with the result that Bergh in 1861 described the Nematocysts in Aeolids as being secreted in the Cnidosac, and this view was further developed by later workers, whose papers have therefore now only a historical interest.

VII.

Grosvenor summarizes the result of his own work on page 483 of his paper. —

"The facts brought forward as evidence that the nematocysts of Aeolids are derived from their prey are as follows:

(1) Not only are nematocysts of Aeolids and Coelenterates identical in plan of construction and mode of discharge, but each of several distinct types occurs in both groups.

(2) A single type of nematocyst does not occur uniformly throughout a species, but different individuals of the same species may have quite different nematocysts; moreover, a single individual may have nematocysts of several different types, found in as many distinct species or groups of Coelenterates.

(3) When it is known on what Coelenterate an Aeolid has recently been feeding, the nematocysts of the two are found to be identical. Also the nematocysts from the faeces of an Aeolid, which are generally admitted to be derived from their food, are always identical with at least some of the nematocysts from the cnidosacs.

(4) Those Aeolids (*Janidae*, *Fionidae* and *Calma glaucoides*) which habitually feed on animals other than Coelenterates have no nematocysts.

(5) Though several have tried, no one has succeeded in giving even a plausible account of the development of nematocysts in Aeolids.

(6) This view affords a satisfactory explanation of the function of the ciliated canal through which nematocysts and other indigestible bodies have been observed to pass from the gastric diverticulum of the cnidosac.

(7) A repetition of Strethill Wright's experiments gave entirely confirmatory results. In one case three *R. peregrinas*, having only small pip-shaped nematocysts in their cnidosacs, were fed on *Pennaria Cavolinii*, the nematocysts of which, after a month, had almost entirely replaced the original pip-shaped ones."

Grosvenor's results have been amply confirmed by Cuénot.

In the case of the Cleptocnids of Aeolids it is interesting to note that these structures are undoubtedly used defensively by their possessor. Grosvenor stated on page 476. —

"In this way a fish which had snapped at the cerata, the loss of which, as is well known, does not seem to inconvenience the Nudibranchs at all, would receive a discharge of nematocysts into its mouth, where they would probably act with the greatest possible effect. This is in complete agreement with Garstang's view as to the meaning of certain features in the coloration of Aeolids. He suggests that the localisation of the bright colours in the cerata 'serves to direct the experimental attacks of young and inexperienced enemies to the non-vital papillae and away from the vital and inconspicuously coloured parts of the body', and 'at the same time gives them (the enemies) the needful experience of the unpalatable nature of their intended prey' ([9] p. 175). The erection and elongation of the cerata conduce to the same result (i. e. make them the most probable mouthful for an enemy), even when the bright colours are absent or otherwise disposed."

Cleptocnids of Cephalopods.

The only other instance as far as I am aware of the occurrence of Nematocysts in the Mollusca is that in a Cephalopod, *Tremoctopus microstoma* which is described by Bedot in his "Note sur les Cellules Urticantes" in the Rev. Suisse de Zool. et Ann. Mu. D'Hist. Nat. Geneve, Tome III, page 538. —

"Troschel a décrit chez le *Tremoctopus microstoma* Reynaud (*Philoxenis microstomus* Troschel) un fait très curieux. Des cylindres transparents, garnis des cellules urticantes, sont fixés par les

ventouses aux bras de l'animal. Cette observation a été confirmée dernièrement par Joubin qui a donné une excellente figure montrant le mode de fixation du cylindre à nématocystes sur les ventouses. Mais il n'a pas pu se rendre compte du mode de développement ou de la provenance de ces cylindres.

Il m'a été possible d'étudier un exemplaire de *Tremoctopus microstoma* Reyn. de la Méditerranée et, en examinant de coupes du cylindre à nématocystes, je suis arrivé à cette conclusion que, très probablement, il ne s'agit pas d'un organe spécial du Tremoctopus, mais simplement d'un tentacule de Méduse que l'animal s'est approprié.

En effet, on retrouve sur une coupe transversale du cylindre (fig. 10) une disposition des tissus qui concorde absolument avec la structure typique des tentacules de Méduses. A l'extérieur se trouve un épithelium ectodermique (*Ect.*) renfermant de nombreux cnidoblastes pourvus de tiges qui viennent se fixer sur la lamelle de soutien (1). Celle-ci envoie dans l'ectoderme des prolongements assez épais. Sa face externe est tapissée d'une couche musculaire longitudinale (*m*). Au-dessous de la lamelle de soutien se trouve une couche entodermique (*ent.*) composée de cellules rondes. L'axe du cylindre est creux."

It seems quite clear from Bedot's work that in this case we are again dealing with Cleptocnids, though it is interesting to observe that this is the only case of a Cleptocnid, as far as I am aware, which is not first swallowed by its host before being made use of.

II. (6) *Chordata.*

The only case in which, so far as I am aware, Nematocysts have been described in a Chordate, is that of *Appendicularia urticans* described by Fol in his "Études sur les Appendiculaires du Détroit de Messine" in Mémoires de la Société de Physique de Genève, Tome XXI, page 480. —

VIII.

"L'ectothélium présente une modification singulière; partout, excepté dans l'intérieur du capuchon, il se compose de deux espèces de cellules, les unes étoilées, les autres, urticantes. Les cellules étoilées (Pl. IX, fig. I, 4) sont de petits amas aplatis de protoplasme, dans lesquels l'acide acétique fait apparaître un nucléus. Les cellules urticantes (*u*), plus nombreuses, renferment une vésicule ovoïde, longue de 0.012 mm et large de 0.008 mm. Dans cette vésicule se trouve un globule fortement réfringent, d'un diamètre de 0.004 mm; il suffit d'ajouter une goutte d'eau douce pour voir ce prétendu globule se dérouler en un long fil, qui sort de la vésicule, et

atteint une longueur de 0.1 mm (Pl. IX, fig. 1). C'est aux cellules urticantes des tentacules de Cydippe, que nos cellules ressemblent le plus."

In this instance I am inclined to regard these structures until further evidence is forthcoming as Pseudocnidae.

III. Conclusions.

If all the instances of the occurrence of Nematocysts in various animals mentioned above were true Nematocysts developed by their possessor the presence of these structures in such isolated instances in the various groups would, I believe, present great difficulties to an evolutionist. It seems to me that if this view were accepted there would be only two possible explanations to be offered

(1) that these structures are homologous, i. e., they have been derived from Coelenterate ancestors possessing these structures

(2) that these structures are analogous and have been evolved afresh in each instance.

The first explanation would appear to lead at once to insuperable difficulties. As I have already stated in my earlier paper on this subject it would involve the acceptance of the view that the Microstomum which contained Cordylophoran Nematocysts must be traced back to a Cordylophoran line of ancestry, whereas the commoner type of Microstomum with Hydra Nematocysts must be traced back to a Coelenterate of the Hydra type with its three distinct forms of Nematocysts. In the case of the Aeolids the acceptance of this view would lead to even more startling results. If on the other hand the Nematocysts in all these instances are explained as analogous structures due to convergent evolution, the isolated appearance of these structures in one or two species in each group would again appear to strain this hypothesis to the breaking point, and it appears to me that even without the experimental evidence given above as to the origin of these structures in some animals, the conception of Cleptocnids must have forced itself on the mind of the observer as the only explanation of the curious distribution of these structures in the animal kingdom. On the other hand it must be admitted that the polar capsules of Sporozoa, the Pseudocnidae of the two species of Nemertinea and possibly of the Turbellarian *Otoplana setosa* and the true Nematocysts of the Coelenterates afford a most amazing instance of what is apparently convergent evolution. In these cases in which apparently all possibility of an explanation based on homology is excluded, we find different animals all of which have developed a similar though not identical complicated mechanical structure.

In conclusion I should like to draw attention to a curious feature in the behaviour of wandering cells carrying Nematocysts.

As is well known from the researches of Hadzi and Boulenger, the Nematoblasts have the power of carrying the Nematocysts from the point at which they are first laid down to the point at which they are used and there arranging the Nematocyst so that finally the pole of the capsule from which the thread is to be discharged always points towards the periphery. The same phenomenon is shown by the wandering cells which carry the ingested Nematocysts of Microstomum from the gut to their definitive position under the skin, cf. Martin, "The Nematocysts of Turbellaria", Q. J. M. S., Vol. 52, 1908. —

"At a later period nematocysts can be found lying just outside the gut, sometimes free, but usually surrounded by three or four cells. These cells seem to be mesenchymatous phagocytes, though I am not quite sure whether it is not possible for the cells of the gut itself to become free and take up a wandering existence in the body cavity. Finally the nematocyst is transported to a position directly under the ectoderm; here it lies in the vacuole (vide. figs. 2—4) (which is not an artifact, since it can be seen in the living animal) surrounded by about six cells. The wall of the vacuole after a time becomes thinner and denser. There is one point of great interest as regards the orientation of the nematocysts under the skin. The large barbed nematocysts in their final position, always lie so that the thread, when it is discharged, will pass out of the animal, although they may lie pointing in any direction while they are still in the gut cells of the body cavity. This rule does not seem to hold good in the small cylindrical nematocysts, which, as far as I can see usually lie almost parallel to the surface."

Something of the same kind has been observed by Grosvenor in Aeolids, p. 474, Proc. Roy. Soc., Vol. 72, "On the Nematocysts of Aeolids". —

"The arrangement of the Nematocysts within the cnidosac seems to indicate that they are used as weapons, for they usually lie with the aperture, through which the thread will be everted, turned towards the periphery of the 'cnidoblast'. It is true that the 'round Turbellaria-like nematocysts lie much more indiscriminately, and that even the long Actinian nematocysts are sometimes reversed, but as a general rule the arrangement is as described'."

It is very hard to see how this arrangement of Nematocysts can be effected. Probably in the case of the Cleptocnids the original efforts of the animal were directed towards the expulsion of a mass of undigestible capsules through the skin. Only two possible explanations of the arrangement of a Nematocyst have occurred to me

(1) that the Nematocysts exercise a stimulus on the cell containing them, which in some extraordinary way compels that cell

to so arrange the Nematocyst under the skin that it points in the right direction,

(2) or the explanation may be a simple mechanical one, viz., that the structure and the shape of a hydroid Nematocyst will always set it a certain angle under certain conditions of pressure, and that the resultant of these forces leads to the Nematocyst under the skin always pointing in the right direction. One cannot help feeling however that this problem of the arrangement of Nematocysts is one which should appeal to physiologists.

Literature.

Awerinzew. Studien über parasitische Protozoen. Arch. f. Protist., Bd. XIV, 1909.

Bedot. Notes sur les cellules urticantes. Rev. Suiss. Zool., T. III, 1895.

Bergh. Der Organismus der Cilioflagellaten. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1881.

Boulenger. On the origin and migration of the stinging cells in Crespedote Medusae. Q. J. M. S., Vol. 55, 1910.

Bürger. Die Nemertinen des Golfs von Neapel. 1895. Nemertini. Bronn's Tierreich. 1897—1907.

Bütschli. *Protozoa.* Bronn's Tierreich. 1889.

Claparède et Lachmann. Études sur les Infusoires et Rhizopodes. 1858.

Cuénot. L'Origin des Nematocystes des Eolides. Archiv de Zool. Exper. et Gen. IV serie, T. VI.

Eimer, Th. Nesselzellen und Samen bei Seeschwämmen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VIII. 1892.

Engelmann. Zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, 1862.

Fol. Études sur les Appendiculaires du détroit de Messina. Génève 1872.

Graff von. Monographie der Turbellarien. 1882. Kurze Berichte über *Turbellaria.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX. 1878 Bronn's Tierreich. 1904—1908.

Greef. Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Archiv f. Naturges., Bd. I. 1870.

Grosvenor. Nematocysts of Aeolids. Proc. Roy. Soc., LXXI, 1903.

Glaser and Sparrow. Physiology of Nematocysts. Journ. Exp. Zool., VI. 1909.

Hadzi (Jovan). Nesselverhältnisse bei den Hydromedusen. Zool. Anz., T. XXXVII, 1911.

Iwanzoff. Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwickelung der Nesselkapseln von Cölenteraten. Bull. Soc. Imp. Nat., Moskow 1896.

Jensen. *Turbellaria* ad litora *Norvegiae occidentalia.* Bergen 1878.

Joubin. Voyage de la Melita. Cephalopods. Mém. de la Soc. Zool., Vol. VI, 1893.

Khainsky. Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien. Arch. f. Protist., Bd. XXI. 1910.

Lang. Die Polycladen des Golfs von Neapel. Leipzig 1884.

Lendenfeld. Die Nesselzellen. Biol. Centralbl., Bd. VII, 1887 und Bd. XVII, 1897.

Levinsen. Bidrag til Kundskab am Grrönlands *Turbellaria*-Fauna. Kjöbenhavn 1879.

Martin, C. H. The Nematocysts of *Turbellaria.* Q. J. M S., Vol. 52. 1908. — The dimorphism of *Ophryodendron.* Q. J. M. S., Vol. 53. 1909.

Mitrophanow. Étude sur la structure le développement et l'explosion de Trichocystes des Paramécies. Archiv f. Protist., Band V. 1905.

Oersted. Plattwürmer. Kopenhagen 1844.
Du Plessis. Sur le *Monotus setosus*, n. sp. Zool. Anz., Bd. XII. 1889.
Saville Kent. A Manual of the Infusoria. London 1880—1882.
Schuberg. Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Archiv f. Protist., Bd. VI. 1905.
Siebold, von. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1848.
Strethill Wright. (1) Proc. Roy. Phys. Soc., Vol. I. 1856. (2) Q. J. M. S., Vol. III. 1863.
Troschel. Bemerkungen über die Cephalopoden von Messina. Arch. f. Naturges., 23. Jahrg. 1857.

Text Figures.

I. (a) Diagram showing proboscidiform individual of *Ophryodendron abietinum* with extended proboscis feeding on a tentacle of an *Obelia*. 4 comp. oc. + 4 mm apochr.
(b) Details of the same preparation; one cell has just been dragged by the tentacle of the *Ophryodendron* out of its position in the ectoderm. 6 comp. oc. + 2 mm apochr.
(c) Later stage in the feeding of an *Ophryodendron*; the proboscis is now retracted and carries at the end of some of its tentacles ectodermal cells from the *Obelia* (*X 1*).
X 2 = an ectodermal cell on its way down the proboscis.
X 3 = ectodermal cells of the hydroid in various stages of digestion. 6 comp. oc. + 2 mm apochr.

II. Cleptocnidae of *Polykrikos* (after Bütschli, *Protozoa*, Bronn's Tierreich, Pl. LV, fig. 8 c).
(a) Nematocysts unexploded.
(b) Nematocysts exploded.

III. Pseudocnidae of *Epistylis umbellaria*,
(a) unexploded condition,
(b) exploded condition after addition of dilute acetic and methylene blue.

IV. Cleptocnidae (?) in *Porifera* (after Eimer, Nesselzellen und Samen bei Seeschwämmen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. VIII, 1892, p. 283); the full length of the thread shown in the original figure of Nematocyst B is not reproduced here. NB. The original figures in this case are very rough.

V. Cleptocnidae in *Microstomum lineare*,
(a) exploded hydra Nematocyst lying in its vacuole under the skin of *Microstomum lineare*,
(b) part of a section through a *Microstomum* showing an unexploded *Hydra* Nematocyst in the gut and in a vacuole under the skin,
(c) exploded Cordylophoran Nematocysts lying under the skin in *Microstomum lineare*.

VI. Pseudocnidae of *Nemertinea*,
(a) Pseudocnidae of *Cerebratulus urticans* in the exploded condition. 4 comp. oc. + 4 mm apochr.,
(b) Pseudocnidae *Micrura purpurea* in an unexploded condition. 6 comp. oc. + 2 mm apochr.,
(c) Pseudocnidae *Micrura purpurea* immediately after explosion showing the thread. NB. The full length of the thread is not shown,
(d) Pseudocnidae of *Micrura purpurea* after the disappearance of the thread.

VII. Cleptocnidae of Aeolids (after Grosvenor, "On the Nematocysts of Aeolids", Fig. 13, "Transverse Section through middle of a Cnidosac of *R. Peregrina*,

fed on *Pennaria Cavolinii* for one month. Some of the cnidoblasts are already surrounded by membranous cysts, while others are still ingesting nematocysts").

VIII. Pseudocnidae in *Appendicularia urticans* (after Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messina, Génève 1872). *W* = cellules urticantes.

Karl Dietze. Biologie der Eupithecien.

II. Teil. Text. 172 Seiten Großquart. Mit 4 Tafeln Abbildungen in Lichtdruck. Berlin 1913. Kommissionsverlag von R. Friedländer u. Sohn.

Der starke Band enthält folgende Abschnitte:

I. Ein kurzes Vorwort.

Wir erfahren hier von dem Autor in dem ihm eigenen, liebenswürdigen Erzählerton, nicht ohne romantischen Einschlag, einiges über Genesis und Ausarbeitung seiner bewunderungswürdigen Biologie der Eupithecien.

II. Allgemeiner Teil.

Er macht uns zunächst mit dem dem dritten und Hauptabschnitte bei der Anordnung der Arten zugrunde liegenden, leitenden Gedanken bekannt. Sie wurden möglichst ihrer Blutsverwandtschaft nach zusammengestellt.

Einer kurzen Orientierung über die wesentlichen Charaktere der Eupithecien und ihre Stellung in der großen Familie der Geometriden schließen sich dann weiter sehr eingehende Erörterungen allgemeiner Natur über die vier Stadien Ei, Raupe, Puppe und Falter an.

III. Besonderer Teil.

Dieser Hauptabschnitt führt uns in die Kenntnis aller der in ihren verschiedenen Entwickelungsphasen bisher bekannt gewordenen 93 Arten der paläarktischen Fauna und der zu ihnen gehörenden Formen (Subspezies, Varietäten etc.) ein. An diesem „Bekanntsein" kommt selbstverständlich weitaus der Löwenanteil unserem Autor zu.

IV. Schlusswort.

Der erste Plan war, die Eupithecien der ganzen Erde zu bearbeiten. Dafür reichten Zeit und Kraft nicht aus. So entstand eine Beschränkung auf die paläarktischen Arten, von denen nur die eingehend behandelt wurden, deren Lebensgeschichte genauer bekannt war. Daher der Titel: „Biologie der Eupithecien". Gewissermaßen als Gratisbeilage sind die übrigen paläarktischen Arten als Falter in Lichtdruck hinzugefügt worden.

Die Farbenlichtdrucke von Martin Rommel in Stuttgart geben die in ihrer Schönheit und Naturwahrheit entzückenden Originalbilder der Raupen und ihrer Nährpflanzen des künstlerisch hochbegabten Verfassers oft bis zum Verwechseln ähnlich wieder.

Weiter folgen dann ein: „Alphabetisches Verzeichnis der Namen aus Teil I und II, nebst Angabe der Urbeschreibung", ferner ein:

„Autoren- und Literaturverzeichnis“ und eine: „Druckfehlerberichtigung“.

Endlich als Ergänzung zu den 82 Tafeln des I. Teiles noch zwei Tafeln mit Raupen und zwei mit Faltern, über die man das in dieser Zeitschrift 1913, p. 192 Gesagte nachlesen möge.

Den I. Teil, die Abbildungen, 82 Tafeln, Großquart. Den Originalen des Verf. in Farbenlichtdruck nachgebildet von Martin Rommel u. Co. in Stuttgart 1910 haben wir in unserem „Biolog. Centralblatt“ vom 20. April 1913, p. 189—192 bereits besprochen. Wenn dort der Überzeugung Ausdruck verliehen wurde, dass uns der Text nicht nur eine in hohem Grade vollständige Übersicht über diese reizvolle und schwierige Gattung, sondern zugleich neue und tiefere Einblicke in den Werdegang der Arten, also in eines der interessantesten und wichtigsten Probleme der Naturforschung bringen werde, so hat Dietze dieses auf ihn gesetzte Vertrauen in höchst erfreulicher Weise gerechtfertigt. Seine eigene Auffassung über den Wert dieses Textes ist eine viel zu bescheidene.

Zumal bei der Behandlung von *innotata* Hfn. und deren nächstverwandte Formen: *fraxinata* Crewe, *tamarisciata* Frr., *unedonata* Mab., welche von ihm selbst wiederholt gezüchtet wurden und von denen er auch *innotata* und *unedonata* hin- und herkreuzte, wird vielfach auf das Problem der Artbildung Bezug genommen (p. 124—136).

Auch bei *subfulvata* Hw. und *succenturiata* L. (p. 94—98) und an vielen anderen Stellen greift er immer und immer wieder auf diese Kardinalfrage über.

Dabei wird alles zur Vergleichung herangezogen, soweit Untersuchungen und Beobachtungen vorliegen: Die Beschaffenheit des Eies, bezüglich seiner Form und die Skulptur seiner Schale, nach eigenen Studien, wie nach den Arbeiten von M. Draudt (Königsberg) — der Bau der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane auf Grund der umfassenden Forschungen von Wilhelm Petersen (Reval) — die mit unendlicher Liebe und Sorgfalt ausgeführte Verfolgung der verschiedenen Entwickelungsstadien der lebenden Tiere von seiten Dietze's selbst.

Wie bereits angedeutet, bemüht sich der Autor, in dem speziellen Teile dieser Monographie in der Anordnung und Aneinanderreihung der Spezies den Beziehungen der Blutsverwandtschaft der Arten zueinander tunlichst gerecht zu werden. Bei den als zusammengehörig erkannten Speziesgruppen wird dann stets von den niedriger stehenden zu den höher und vollkommener entwickelten Typen fortgeschritten.

Nur durch ein Nebeneinanderstellen einer Anzahl voneinander gesonderter Artgruppen war der leitende Gedanke einigermaßen zu verwirklichen. So mancher Typus ist bereits erloschen, es fehlen daher zahlreiche Zwischenglieder.

An die Veranschaulichung der verwandtschaftlichen Beziehungen in der Form eines Stammbaumes, wie dies ja am besten und einfachsten geschieht, ist hier nicht zu denken. Die paläarktischen

Eupithecien sind nur ein kleiner Ausschnitt aus der Gesamtmasse. Eupithecien, im weiteren Sinne des Wortes, sind über die ganze Erde verbreitet (cf. p. 11), aber zurzeit noch keineswegs genügend bekannt, um einen befriedigenden Einblick in den erdgeschichtlichen Entwickelungsgang und den blutsverwandtschaftlichen Zusammenhang in dieser überaus artenreichen Spannergruppe zu gewähren.

Großer Fleiß, sowohl durch Zuchtexperimente wie durch sorgfältigste Beobachtung der lebenden Tiere im Freien, wurde auch auf das Studium der so verblüffenden Fähigkeit der Eupithecien-Raupen, die bewohnten Pflanzenteile nachzuahmen und sich dadurch dem Auge der Insektenfresser namentlich Vögel und Amphibien kommen in Frage, auch gewisse Wespenarten —, zu entziehen.

Nicht geschützt sind sie selbstverständlich damit vor den Feinden, welche in erster Linie von ihrem feinen Geruchssinn bei dem Aufsuchen ihrer Wirtstiere geleitet werden —: vor den Schlupfwespen und Schmarotzerfliegen. Zumal von den ersteren werden sie in manchen Jahren arg dezimiert. Bis zu 50% und mehr der eingetragenen Raupen erweisen sich etwa von Schlupfwespen bewohnt (p. 130). 1911 in Südtirol gesammelte *sobrinata*-Raupen waren sogar zu 95% von Braconiden befallen (p. 8).

Bei dieser proteusartigen Umgestaltungsfähigkeit kommt offenbar in vielen Fällen individuelle Anpassung — in anderen wieder Vererbung in Frage:

Aus einem *absinthiata* Cl.-Gelege (*forma minutata* Doubl.) wurden die Raupen milchweiß an den Blüten von *Achillea millefolium* L. — grün auf *Artemisia vulgaris* L. — rosafarben auf *Eupatorium cannabinum* L. und *Calluna vulgaris* L. Dabei wurden die Raupen in einem weißgetünchten Zimmer auf Blumensträußen nebeneinander erzogen —: Also individuelle Anpassung, wobei das Licht wohl eine wichtige Rolle spielt.

Andererseits bekamen die Raupen eines Geleges von *helveticaria* Bdv. aus Zermatt, welche teilweise unter völligem Ausschluss des Lichtes, teilweise im Freien auferzogen wurden, sämtlich ein reiches, schwärzliches Ornament. Hingegen blieben zu gleicher Zeit und unter denselben beiden verschiedenen Bedingungen auferzogene Raupen der *helveticaria* var. *arcuthata* Frr. von Darmstadt alle langstreifig grün —: Mithin Vererbung verschiedener Färbungstypen nach der Herkunft von verschiedenen Örtlichkeiten (cf. p. 7).

Besonders verfolgt wurde eine in großem Maßstabe an ihren natürlichen Fundorten im Freien eintretende Umfärbung von ganzen Massen der *innotata*-Raupe im September und Oktober 1912 in der Umgegend von Jugenheim an der Bergstraße. Durch Kälte und Frostnächte, die damals bereits mit den ersten Tagen des Oktober einsetzten, färbten sich die *Artemisia campestris*-Büsche zu Violettrot bis fast Schwarzrot um. Nach fortgesetzten Frostnächten und wolkenlos sonnigen Tagen gab es da bald nur noch wenige Raupen mit grünen Beimischungen und es stellte sich bald heraus, dass die Umfärbung der Raupen Hand in Hand mit der Umfärbung der

Futterpflanzen vor sich gegangen war. Auch die Puppen aus diesen Raupen und nachmals die Falter zeigten vielfach gewisse Besonderheiten verglichen mit normalen Puppen und Faltern (cf. die noch viel eingehenderen Mitteilungen p. 129—131).

Wie hier so leuchtet überall in diesem herrlichen Werke eine unendlich liebevolle und peinliche gewissenhafte Beobachtung seines Verfassers wohltuend und mitreißend hindurch.

Mit heiligem Forscherernste ist er unablässig bemüht, dem erdgeschichtlichen Werdegange seiner ausgesprochenen, kleinen Lieblinge bis in dessen geheimnisvollste Tiefen nachzuspüren; mit meisterhaft geführtem Pinsel hält er ihre zierlichen, wandelbaren Gestalten in berückender Naturtreue fest, um auch anderen in Wort und Bild einen beglückenden Einblick in das wunderbare Walten und Wirken von Mutter Natur und die Möglichkeit reiner Mitfreude an ihren reizenden Gebilden zu verschaffen.

Weihnachten 1913. **M. Standfuss, Zürich.**

E. Strasburger, Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre, und W. Benecke, Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Pflanzen.

In: Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abteilung, 2. Bd. I: Botanischer Teil. 1338 S. mit 135 Abbildungen im Text. Leipzig 1913 B. G. Teubner.

Das Buch erscheint im Rahmen eines großen, von P. Hinneberg geleiteten Unternehmens und als erstes Stück der von R. v. Wettstein redigierten Abteilung der organischen Naturwissenschaften.

Wie das Vorwort mitteilt, hat Strasburger seine Arbeit gerade noch vollenden können, wenige Tage vor seinem Tod. Um so dankbarer wird jeder das letzte Vermächtnis des Unermüdlichen in die Hand nehmen, das ihn als Schriftsteller von seiner besten Seite zeigt. Denn das Buch ist mit einer Frische und einer mitreißenden Freude an der Sache, auch an den elementarsten Dingen, geschrieben, wie man sie bei einem Lehrer, der viele Jahre stumpf machender Wiederholung hinter sich hat, nicht ohne weiteres erwarten mag. Die Sprache ist bei aller Anschaulichkeit und Leichtverständlichkeit knapp, die Fülle des mitgeteilten Tatsachenbestandes deshalb erstaunlich. Die Darstellung lahmt nie in breiter Schilderung von Zuständlichem, wozu der Gegenstand genug Veranlassung böte, sie berichtet immer von einem Geschehen, einem Werden; entweder von dem Entstehen des Endzustandes oder von dem Wachsen der Kenntnis, von dem geschichtlichen Gang der Forschung oder von täglich wiederholten Handgriffen der Untersuchung. Nie bleibt die Leistung der Formeinheit in der Lebenstätigkeit des Organismus unerörtert; mitunter ist hier sogar fast des Guten zuviel getan, wie bei der Behandlung der Enzymwirkung und anderer chemischer Vorgänge, bei denen morphologisch definierte Substrate nicht bekannt sind. Nie ist auch der Hinweis auf Beziehungen

zum praktischen Leben versäumt, wie ja Strasburger seinerzeit selber seine Erfahrungen über den Bau und die Leistungen der Leitbahnen in einer Studie über Holzimprägnierung für die Praxis ausgewertet hat. Ungewöhnlich optimistisch ist die Bestimmtheit der Stellungnahme zu sehr strittigen Fragen, wie solchen der Deszendenz. In der Generationswechselfrage stellt sich Strasburger entschieden auf die Seite der „Antithetiker", wie es von einem zytologisch tätigen Forscher kaum anders zu erwarten ist. — Die Figuren sind größtenteils dem „Praktikum" entnommen, nur in neuem Verfahren statt in Holzschnitt wiedergegeben.

Benecke behandelt in ruhiger Klarheit an gut ausgewählten Beispielen der Reihe nach die Körpergliederung und die Fortpflanzungsweise der Algen, Pilze, Archegoniaten und Samenpflanzen. Die Betrachtungsweise ist durchweg die der Organographie, der kein Glied anders denn als Organ erscheint, nicht die der formalen Morphologie. Dem „speziellen Teil" ist ein sehr anregender „allgemeiner Teil" (30 Seiten) vorausgeschickt. Hier wird das Grundprinzip der Körpergestaltung bei den Pflanzen im Gegensatz zum Körperbau der Tiere und in seiner Beziehung zur Ernährungsweise dargestellt und ausführlich der für die Pflanzenmorphologie unentbehrliche Begriff der Metamorphose in seinen geschichtlichen Wandlungen erörtert; über die phylogenetische Betrachtung der Metamorphose bestehen kaum noch Meinungsverschiedenheiten, was die Umbildung der Organe in der Ontogenie betrifft, so vertritt Benecke die Auffassung von K. Goebel. Weiter bringt dieser allgemeine Teil eine klare, knappe Auseinandersetzung der wichtigsten Probleme und Ergebnisse der experimentellen Morphologie und behandelt zum Schluss die Begriffe von Homologie und Analogie, von Organisations- und Anpassungsmerkmalen u. s. w.

Der Text des Buches ist nicht äußerlich in Paragraphen gegliedert und deshalb sehr gut lesbar. An Übersichtlichkeit geht aber dadurch nichts verloren, weil der Inhalt der Abschnitte durch reichliche Randbezeichnungen angedeutet ist. Zudem ist ein von E. Janchen besorgtes Register beigegeben.

Das Buch kann als Einführung in die Anatomie und Organographie der Pflanzen aufs wärmste empfohlen werden.

O. Renner, München.

Richard Willstätter und Arthur Stoll. Untersuchungen über das Chlorophyll.

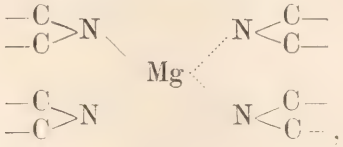
(Methoden und Ergebnisse.)

Berlin. 1913. Julius Springer.

Die erste in Buchform erscheinende Veröffentlichung aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Chemie in Dahlem bei Berlin bringt uns eine Zusammenfassung der monumentalen Forschungen Willstätter's über das Chlorophyll. Nicht allein, dass hier eine kritische Geschichte früherer Versuche über den Blattfarbstoff gegeben wird,

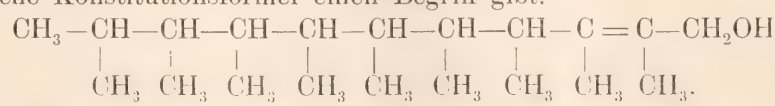
wir begrüßen neben der Wiedergabe der bisher veröffentlichten Studien Willstätter's auch mehrere neue unpublizierte Arbeiten über die Isolierung des Chlorophylls, die Trennung und quantitative Bestimmung aller Komponenten des Blattfarbstoffs und die Hydrolyse des Chlorophylls. Die Verfasser wollen es durch die Zusammenstellung aller Resultate anderen erleichtern, sich an der Ausarbeitung des schwierigen Gebietes zu betätigen, nachdem durch ihre neuen Methoden eine relativ bequeme Möglichkeit der Isolierung des Chlorophylls gegeben ist. —

Ehe wir auf Einzelheiten eingehen, wollen wir folgende Hauptpunkte festlegen: Das Chlorophyll enthält 4,5 % Asche von reiner Magnesia, es enthält also keine Spur von Eisen oder Phosphor, wie früher von manchen Forschern angenommen wurde. Durch Säuren wird das Magnesium aus dem Molekül eliminiert, wobei das Phäophytin entsteht, auf das wir zurückkommen. Dagegen ist das Magnesium gegen die Einwirkung von Alkalihydroxyd beständig; durch die alkalische Hydrolyse wird das neutrale Chlorophyll in eine Säure verwandelt. Die hierbei entstehenden, Phylline genannten, Körper enthalten auf 1 Atom Magnesium 4 Atome Stickstoff. Doch haben die Sauerstoffatome der Karboxylgruppen keinen Anteil an der Bildung des Metallkomplexes, sie sind vielmehr, wie wir noch sehen werden, verestert. Nur die stickstoffhaltigen Gruppen des Moleküls stehen zur Verfügung, um das Magnesium mit Haupt- und Nebenanlagen zu binden. Man stellt das in der folgenden Weise dar:



wobei jedes N-Atom einen Teil eines Pyrrolkernes bildet, die im Molekül des Chlorophylls enthalten sind.

Die eine der durch die Einwirkung von Alkali frei werdenden Karboxylgruppen ist mit Methylalkohol, die andere jedoch mit einem neuen hochmolekularen Alkohol, dem Phytol, von der Formel $C_{20}H_{39}OH$ verestert, von dessen Aufbau die folgende, teilweise noch hypothetische Konstitutionsformel einen Begriff gibt.



Dieser hochmolekulare Alkohol tritt konstant als Komponente des Chlorophylls auf und macht ein Drittel des Moleküls aus. Jedoch ist er in dem sogen. „kristallisierten Chlorophyll“ nicht mehr vorhanden. Das Chlorophyll wird nämlich in den grünen Pflanzenteilen von einem Ferment, Chlorophyllase genannt, begleitet, das in alkoholischen Medien wirksam ist und die Verdrängung des Phytols durch den als Lösungsmittel angewandten Alkohol veranlasst. So hat die Darstellung des „kristallisierten Chlorophylls“

nichts mehr zufälliges, es lässt sich vielmehr fast das gesamte Chlorophyll in Form seiner Methyl- oder Äthylverbindung (Äthyl- oder Methylchlorophyllid) abscheiden, und andererseits gelingt auch die partielle fermentative Synthese des Chlorophylls aus diesen mit dem Alkohol Phytol unter dem Einflusse des Ferments.

Das durch Säurewirkung entstehende, schon früher genannte, Phäophytin ist das am leichtesten zugängliche Chlorophyllderivat geworden, da es bei vorsichtiger Behandlung von alkoholischer Rohchlorophyllösung mit Oxalsäure rein und fast vollständig ausfällt. Es lässt sich aus dem Mehl der getrockneten Brennesselblätter im Laboratorium kilogrammweise gewinnen und eignet sich vornehmlich zur Charakterisierung des Chlorophylls verschiedenen Ursprungs, auf die wir noch eingehen werden. Bei der Säurewirkung schlägt die Farbe in oliv um, und die Fluoreszenz wird schwächer; mit einem Schlage aber wird das Phäophytin dem Chlorophyll wieder ähnlich, sobald man in sein Molekül ein Metall in Komplexbindung einführt. Manche Metalle wie Kupfer und Zink treten sehr leicht ein, die Wiedereinführung des Magnesium ist durch die Einwirkung Grignard'scher Lösung auf Phäophytin gelungen.

Neben der Bestimmung des Magnesiums und der Beschreibung des Phytons müssen die stickstoffhaltigen Karbonsäuren interessieren, die aus dem magnesiumfreien Phäophytin unter Abspaltung des Phytols hervorgehen. Solcher Spaltungsstücke traten am Anfang eine größere Zahl auf; aber durch die Verbesserung der Methodik, Vermeiden zu langsamer Extraktion und zu langsamen Ausfällens mit Säure, wobei das Chlorophyll in alkoholischer Lösung Zersetzungen erleidet, gelangte man schließlich zu zwei einheitlichen Produkten, dem Phytochlorin e, $C_{34}H_{34}O_5N_4$, und dem Phytorodin g, $C_{34}H_{34}O_7N_4$. Die Phytochlorine sind in indifferenten Lösungsmitteln olivgrün, die Phytorodine prächtig rot. Das Phytochlorin e ist eine Trikarbonsäure, das Phytorodin g eine Tetrakarbonsäure. Diese beiden Produkte sind nun aber nicht Spaltungsstücke eines ursprünglich einheitlichen Phäophytins; man muss vielmehr annehmen, dass sich das Phäophytin, und somit auch das Chlorophyll, aus zwei Komponenten zusammensetzt, was der englische Physiker Stolkes schon aus spektroskopischen Untersuchungen geschlossen hat. Die Trennung dieser Chlorophyllkomponenten a und b ist nun auch gelungen. Sie kann nicht nur beim Chlorophyll, sondern auch bei „kristallisiertem Chlorophyll" und bei Phäophytin durchgeführt werden und besteht in der Verschiebung des gegebenen Komponentenverhältnisses durch ungleiche Verteilung des Farbstoffgemisches zwischen mehreren Lösungsmitteln, z. B. wasserhältigem Holzgeist und Petroläther oder bei den schwer löslichen phytolfreien Verbindungen Methylalkohol und Äther-Petroläther. Das Chlorophyll besteht demnach aus der blaugrünen Komponente a, die ein in Lösung olivgrünes Phäophytin bildet, und der gelblich-grünen Komponente b, deren magnesiumfreies Derivat in indifferenten Lösungsmitteln rotbraun ist. Beide Komponenten stimmen nicht nur im Magnesium- und Phytolgehalt überein, sie stehen sich auch in der Zusammen-

setzung des basischen Kerns sehr nahe. Der Unterschied zwischen der a- und b-Reihe besteht wahrscheinlich in einem Molekül Sauerstoff, in dem 2 Atome Wasserstoff des Chlorophylls a durch 1 Atom Sauerstoff im Chlorophyll b ersetzt sind, entsprechend den Formeln

Chlorophyll a, $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$
Chlorophyll b, $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

Was nun die Reindarstellung des Chlorophylls selbst angeht, so hat sich gezeigt, dass ein gewisser Wassergehalt der Lösungsmittel das Ausziehen des gesamten Blattfarbstoffs wesentlich erleichtert und dass die große Menge von Beimischungen, die dem Chlorophyll in das wasserhaltige Lösungsmittel folgen, auf den Reinheitsgrad der petrolätherischen Farbstofflösung weit weniger ungünstig als die Begleitstoffe des Chlorophylls in Alkohol der Acetonextrakten von geringem Wassergehalt wirken. Wenn endlich das Chlorophyll einen gewissen Reinheitsgrad erreicht hat, so ist es zwar in alkoholhaltigem Petroläther noch leicht, aber überraschenderweise in reinem Petroläther nicht mehr löslich. Wenn man also den Alkohol durch Waschen entfernt, so scheidet sich das Chlorophyll aus und kann durch Umfällen aus Äther mit Petroläther gereinigt werden. Das Verfahren ließ sich mit wasserhaltigem Aceton so vervollkommnen, dass jetzt aus einigen Kilogrammen Brennesselmehl das reine Chlorophyll in wenigen Stunden isoliert werden kann. Die Ausbeute beträgt dann gegen 80% und ergibt aus 1 kg trockener Blätter 6,5 g.

Mit dem Blattgrün sind im Chloroplasten seine gelben Begleiter, die Karotinoide, vergemeinschaftet. Einer dieser Begleiter ist mit dem Karotin der Möhre, einem ungesättigten Kohlenwasserstoff bei Formel $C_{40}H_{56}$ identisch befunden worden, ein anderer das Xantophyll, $C_{40}H_{56}O_2$ ist als Oxyd des Karotins aufzufassen. Ein dritter ist das Fucoxanthin der Braunalgen, der Formel $C_{40}H_{55}O_6$, in chemischer Beziehung den anderen ähnlich aber durch die basischen Eigenschaften seiner Sauerstoffatome ausgezeichnet, derart, dass es ein blaues Chlorhydrat liefert. Wo das Fucoxanthin vorkommt, tritt die Menge der beiden andern zurück. —

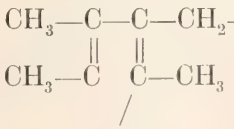
Beim Vergleich des Chlorophylls von über 200 Pflanzen aus zahlreichen Klassen der Krypto- und Phanerogamen wurde geprüft der Gehalt an Phäophytin, dessen Phytolgehalt sowie seine basischen Spaltungsprodukte Phytochlorin e und Phytorochin g und zur Ergänzung der Abbau der Chlorophyllalkalisalze zu dem kristallisierten Rhodophyllin, dessen Asche in 7,02% Magnesium besteht. Letztere magnesiumhaltige Karbonsäure kann aus den Chlorophyllinen beim Erhitzen mit konzentrierter alkoholischer Kalilauge gewonnen werden. Das Ergebnis war die Identität des Chlorophylls in allen untersuchten Pflanzen. Es fand sich nur ein einziges Blattgrün, in dem im allgemeinen auf 3 Moleküle der Komponente a nur 1 Molekül der Komponente b trifft. Eine Ausnahme bildeten die Phäophyceen, in welchen neben dem Chlorophyll a nur eine verschwindend kleine Menge b vorkommt.

Bei der Untersuchung des Komponentenverhältnisses wurden auch die gelben Pigmente des Chloroplasten in Berücksichtigung gezogen. Auch das molekulare Verhältnis der grünen zu den gelben Pigmenten ist annähernd konstant, nämlich 3 : 1, und das Verhältnis des Karotins zum Xanthophyll beträgt mit unbedeutenden Schwankungen in Lichtblättern 0,6 : 1. In 1 kg trockenen Hollunderblättern (entsprechend 4 kg frischer Blätter) sind enthalten

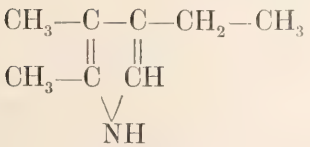
8,48 g Chlorophyll, nämlich
6,22 g Chlorophyll a, 2,26 g Chlorophyll b;
1,48 g Karatinoide, nämlich
0,55 g Karotin, 0,03 g Xanthophyll.

Die Verfasser weisen darauf hin, dass sich die Rolle des Magnesiums im Chlorophyll ähnlich wie in den Organomagnesiumverbindungen denken lässt. Diese Parallele tritt dadurch noch klarer zutage, dass in neuerer Zeit Pyrrolmagnesiumverbindungen entdeckt wurden, in denen das Metall, wie im Chlorophyll, an den Stickstoff gebunden sein dürfte. Jedoch fordert der Vergleich nicht, dass der Farbstoff im Assimilationsprozess die Kohlensäure seinem Molekül einverleibt; die Kohlensäure kann durch die Affinität der Magnesiumverbindungen angezogen und ihre Reduktion durch die Chlorophyllkomponente a derart bewirkt werden, dass die isolierte Lichtenergie verbraucht wird. Dabei oxydiert sich das Chlorophyll a zum Chlorophyll b und wird unter Sauerstoffaspaltung wieder in die erste Komponente zurückverwandelt. An dieser Sauerstoffübertragung können sich auch die Karotinoide beteiligen.

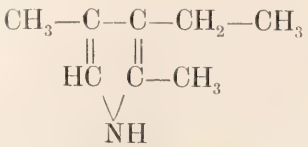
Die Dekarboxylierung der Chlorophyllderivate kann durch die Natronkalkmethode vollständig gemacht werden; man gelangt so zum Ätioporphyrin, welches auf einem andern Wege, auch aus dem Hämin, einem Abbauprodukt des Blutfarbstoffs, gewonnen werden kann. Die Beziehung zwischen dem Blatt- und Blutfarbstoff wird somit noch weit deutlicher als sie durch die einfachen Pyrrolderivate gewesen ist, welche durch kombinierte Oxydation und Reduktion aus dem Hämin und dem Chlorophyll gewonnen worden waren. Bei der Reduktion geben die Porphyrine Pyrrolhomologed, worin namentlich enthalten sind:



Phyllopyrrol.

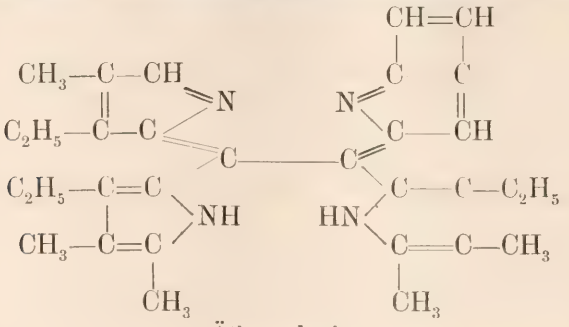


Isohämopyrrol.



Kryptopyrrol.

Das Ätioporphyrin setzt sich mithin aus 4 Pyrrolkernen zusammen, für deren Verknüpfung folgender Vorschlag gemacht wird.



Ätioporphyrin.

Im magnesiumhaltigen Ätiophyllin $C_{31}H_{34}N_4Mg$ wäre das Magnesium mit seinen zwei Hauptvalenzen mit den beiden unteren Stickstoffatomen, die dann wasserstoffrei wären, verknüpft, während es mit seinen zwei Nebenvalenzen an den oberen N-Atomen haftet.

Bezüglich der Vorschläge für die Konstituierung des Hämins, zahlreiche andere wichtige Beobachtungen und alle experimentellen, zum Teil hier zum ersten Male publizierten Einzelheiten, muss doch auf das Original verwiesen werden. — Schöne Photogramme der kristallinisch erhaltenen Chlorophyllabbauprodukte, wie der spektroskopischen Befunde an den Lösungen von Chlorophyll a und b, wie anderer Derivate erhöhen die Anschaulichkeit des Werkes.

H. Pringsheim (Berlin).

W. von Bechterew. Objektive Psychologie oder Psychoreflexologie.

Die Lehre von den Assoziationsreflexen.

Autorisierte Übersetzung aus dem Russischen. 468 S. Leipzig und Berlin. 1913. B. G. Teubner.

Der Begriff der objektiven Psychologie ist noch nicht alt und meines Wissens das vorliegende aus dem Russischen übersetzte Werk die erste allgemeine Zusammenfassung in dieser neuen wissenschaftlichen Richtung. v. Bechterew leitet sein Buch durch eine längere Begründung der objektiven Psychologie ein und führt aus, dass die Psychologie als die Lehre vom psychischen Leben überhaupt aufzufassen ist und als solche neben der bisher betriebenen Erforschung der bewussten Erscheinung in mindestens gleichem Maße auch die unbewussten psychischen Erscheinungen zu untersuchen hat. Bisher hat man sich fast ausschließlich mit der subjektiven Psychologie, die nur auf Selbstbeobachtung fußt, beschäftigt; jetzt tritt dazu die objektive Psychologie oder Psychoreflexologie, die vollkommen ohne jede subjektive Analyse arbeitet, nur gestützt auf rein objektive Untersuchungen, sie „verfolgt also das Verhalten objektiv-neuro-

psychischer Äußerungen der lebenden Substanz gegenüber bestimmten Außenreizen". Damit ist ein sehr wichtiger Vorteil verbunden in der Tierpsychologie, die als Untersuchungsgebiet an sich und als Vergleichsmaterial für die subjektive Psychologie der Selbstbeobachtung unzugänglich war. Daneben verkennt v. Bechterew durchaus nicht die Bedeutung der subjektiven Psychologie, die bei der Erkennung der bewussten neuropsychischen Prozesse (neben ihrer objektiven Erforschung) maßgebend ist und deshalb in bestimmten Zweigen der Psychologie fast ausschließlich angewendet werden muss. Die objektive Psychologie hat aber vor ihr ein ungleich größeres Untersuchungsgebiet und die präzise, mathematisch beweisbare Sicherheit der Schlüsse voraus, und ihr ist demnach trotz der Langsamkeit ihres Fortschreitens erst eigentlich der Wert als Wissenschaft und damit die sichere Hoffnung auf exakte Lösung der Probleme zuzusprechen. — Der Begriff der experimentellen Psychologie bezeichnet nur eine bestimmte Forschungsmethode, die bei allen Zweigen der Psychologie anwendbar ist; sie ist also kein selbständiger Teil dieser Wissenschaft.

In den übrigen Kapiteln des Buches stellt v. Bechterew die bisherigen Ergebnisse der objektiven Psychologie dar, wobei man mit Erstaunen schon heute die Menge der unter den neuen Gesichtspunkten gewonnenen Ergebnisse wahrnimmt, die mit der objektiven Würdigung des vorhandenen Materials und der Kritik der Vorgänge des täglichen Lebens zusammen bereits ein ziemlich abgerundetes Bild der objektiven Psychologie ergeben.

Die objektive Würdigung der psychologischen Prozesse hat nach v. Bechterew zu der folgenden Erkenntnis geführt. Dem Schema nach sind alle neuropsychischen Prozesse Reflexe mit der Komplizierung, dass deren Bahn durch die höheren Zentren des Nervensystems führt; demnach haben wir bei ihnen drei Grundmomente zu unterscheiden: 1. die äußere periphere Einwirkung, die den zentripetalen Impuls hervorruft; 2. die zentrale Reaktion, bei der in neuropsychischen Prozessen stets eine Spur der Erregung zurückbleibt, und bei der in komplizierteren Fällen eine Übertragung der Erregung des einen Zentrums auf ein anderes stattfindet, und die Spur der neuen Erregung sich mit den Spuren früherer Erregungen (innerer oder äußerer) assoziiert; 3. der zentrifugale Impuls in der Richtung der ableitenden Faser der der Assoziation im Zentrum entsprechend zur Muskelkontraktion oder Sekretabsonderung führt. „Unsere ganze neuropsychische Tätigkeit ist ein verwickelter Komplex von Reflexen höherer Ordnung oder Psychoreflexen, die durch Assoziationsvorgänge in Wechselbeziehung stehen, wodurch einerseits Hemmungs- und Depressionsvorgänge, andererseits Bahnungs- und Belebungsprozesse bewirkt werden." So wird die neuropsychische Reaktion nicht durch die Eigenschaft der gegebenen Reize, sondern durch die assoziative und reproduktive Tätigkeit des Nervensystems bestimmt. Diese Anschauung über den inneren Vorgang neuropsychischer Prozesse wird zunächst in einem allgemeinen Teile näher beleuchtet und durch Experimente

illustriert. Der spezielle Teil ist ungleich umfangreicher; er behandelt die einzelnen Reflexe und ist in die folgenden Gruppen eingeteilt: Reflexe und Automatismus, Konzentrierungsreflexe, symbolische Reflexe und persönliche Reflexe.

So ist das vorliegende Werk ein zusammenfassendes Programm mit dem Beginn der Ausführung in den einzelnen Teilen, zugleich aber auch eine Werbeschrift für das neue wissenschaftliche Gebiet und gibt schließlich Anregung zu einer fördernden allgemeinen Kritik.

Herbert Constantin Müller, Königsberg i. Pr.

v. Wasielewski, Wülker und v. Schuckmann Pathogene tierische Parasiten.

(Handb. d. Hygiene, herausgeg. von Rubner, v. Gruber und Ficker, III. Bd., 3. Abt.) 392 S., 192 Abb. u. 32 farbige Tafeln. Leizig 1913. S. Hirzel.

In dem vorliegenden Band behandelt v. Wasielewski die allgemeine Parasitenkunde, die schmarotzenden Protozoen und die schmarotzenden Würmer, mit Ausnahme der Bandwürmer, die Wülker bearbeitet hat; der letzte, verhältnismäßig kurze Abschnitt über die Gliederfüßler ist von v. Schuckmann. Das Buch ist sehr ausführlich in bezug auf die menschlichen Parasiten, gibt die neuesten Forschungen wieder, enthält sehr vollständige Literaturübersichten und ist mit sehr guten Abbildungen ausgestattet. Durch seinen Zweck als Teil eines hygienischen Handbuches aber ist es bedingt, dass es fast ausschließlich menschliche Parasiten behandelt und den praktischen Zweck der Krankheitsvorbeugung durch Kenntnis der Erreger in den Vordergrund rückt, also auf die interessantesten Probleme in der Biologie und Systematik der Parasiten nicht ausführlicher eingeht und so keinen Anlass zu einer spezielleren Besprechung an diesem Ort liefert. Am ausführlichsten werden, auf 200 S., die parasitischen Protozoen behandelt, und zwar fast nur die im Menschen parasitierenden; über diese findet also auch der Protozoenforscher hier eine, in ihrer Vollständigkeit auch für ihn wertvolle Darstellung. Ganz besonders dank der schönen hierzugehörigen, zum erstenmal publizierten Originalabbildungen nach Präparaten v. Wasielewski's, der sich seit Jahrzehnten die im Menschen parasitierenden Protozoen zum eigenen Forschungsgebiet gewählt hat. W.

Berichtigung.

In Nr. 3, S. 214, Z. 16 v. o. ist leider ein Wort ausgefallen: statt übertrifft muss es heissen: nicht übertrifft.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Mai 1914. № 5.

Inhalt: **Lehmann**, Art, reine Linie, isogene Einheit. — **Röder**, Zur Regelung der Lebensvorgänge. — **Prochnow**, Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperatur-Aberrationen der Schmetterlinge. — **Fischer**, Über Ursachen und Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit der Raupen. — **Schröder**, Über Planktonepibionten. — **Seèerov**, Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. — Roux, Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwickelungsgeschehens. — Abderhalden, Lehrbuch der Physiologischen Chemie. — Kurse für Meeresforschungen. — Biologische Versuchsanstalt der K. Akademie der Wissenschaften in Wien.

Art, reine Linie, isogene Einheit.

Von Ernst Lehmann (Tübingen).

Als Lotsy[1]) seine Anschauungen über die Entwickelung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage dargelegt hatte, hielt ich es für angebracht, auf diese Anschauungen etwas näher einzugehen. Der Kernpunkt derselben bestand darin, dass sich nach Lotsy's Meinung der Artbegriff so sehr verändert habe, dass nicht mehr das, was bisher Art genannt wurde, als Art zu bezeichnen sei, sondern dass der Ausdruck Art auf die reinen Linien in Anwendung zu bringen sei. Jede reine Linie sei als besondere Art aufzufassen. Das sei aber vor allem deshalb nötig, weil man die Art bisher als wirkliche Einheit der lebenden Natur betrachtet habe. Die reinen Linien seien aber solche Einheiten und infolgedessen sei der Ausdruck Art eben auf die reinen Linien zu übertragen.

Ich[2]) habe nun im Anschluss daran darauf hingewiesen, dass man die Art wohl so lange als Einheit der Natur aufgefasst habe, als

1) Lotsy: Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. Progr. rei bot. 4, 1913, S. 361—388.

2) Lehmann: Lotsy's Anschauungen über die Entwickelung des Deszendenzgedankens und den jetzigen Standpunkt der Frage. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- und Vererbgsl. 11, 1913, S. 105—117.

man glaubte, jede Art sei eine von Gott geschaffene Einheit. Seit der Einführung der Entwickelungslehre ist man aber von dieser Auffassung schrittweise immer weiter abgekommen und heute sind es in der Regel konventionell umgrenzte Gruppen von Biotypen, welche wir als Arten bezeichnen. Ich wies vor allem darauf hin, dass die Arten abstrahierte Begriffe und keine Realitäten sind. Ich hielt es aus diesen und anderen Gründen für besser, den Ausdruck Art in der bisher gewohnten Weise beizubehalten als eine Summe von Biotypen, welche durch Selektion oder durch sonstige Faktoren geschaffene Lücken von anderen Gruppen mehr oder weniger stark getrennt sind, reine Linien aber ebenso weiter als solche wie bisher zu bezeichnen.

Lotsy[3]) hielt in einer Entgegnung an seiner Auffassung fest. Er sagt: Den Begriff Art soll man m. E. auch künftighin auf die wirklichen Einheiten des Systems anwenden; nur so gelangen wir, in der historischen Linie bleibend, zu einer Erklärung dieses Begriffes. Lotsy will also weiter die reinen Linien als Arten bezeichnen.

Zu dieser Entgegnung habe ich[4]) in einigen kurzen Bemerkungen auseinandergesetzt, dass auch reine Linien weit davon entfernt sind, Einheiten des Systems zu sein, denn reine Linien können ja noch hochgradig heterozygotisch sein. Es ließ sich das leicht an folgendem Beispiel klar machen.

Linaria maroccana kommt in weißen Individuen vor, welche genotypisch verschieden sein können (vgl. Correns, Vererbungsgesetze, 1913). Überall fehlt zwar der Faktor der Farbe. In einzelnen Individuen aber ist der Faktor für alkalischen Zellsaft, in anderen für sauren Zellsaft darin, in noch anderen sind beide heterozygotisch vereint. Die betreffende Pflanze hat im letzteren Falle die Formel ffAs oder ffsA (f = Fehlen des Farbstoffs, A = alkalisch, s = sauer). Wenn wir nun eine solche heterozygote weiße Pflanze als Ausgang einer reinen Linie benützen, so können sich natürlich die Faktoren für alkalischen und sauren Zellsaft unabhängig verteilen und wir bekommen in der Nachkommenschaft genotypisch sehr verschiedenartige Individuen, die alle weiß sind, aber alle die verschiedenen Kombinationen von A und s aufweisen können (AA, ss, As, sA). Hätten wir nun nicht die Möglichkeit, wie in diesem Falle, durch Kreuzung die Verhältnisse klarzulegen, so würden wir von dieser Vielförmigkeit gar nichts wissen und immer im Glauben leben, wir hätten eine homozygotisch weiße reine Linie. Da wir aber nur die Gene erkennen können, welche paarweis in kreuzungsfähigen Sippen zur Verfügung stehen, so kann zweifellos in vielen Fällen innerhalb

3) Lotsy: S. Entgegnung, ibid. 1914, **12**, S. 150.
4) Lehmann: Bemerkungen zu dieser Entgegnung ibid. 1914, S. 154.

reiner Linien Heterozygotie vorliegen, ohne dass wir etwas äußerlich davon ahnen.

Ja wir haben sogar die Möglichkeit, in einer äußerlich vollkommen als reine Linie erscheinenden Sippe die allergrößte genotypische Vielförmigkeit darzulegen. Es können Gene für die allerverschiedensten Farben in einer Sippe darin sein; es fehlt nur der Faktor, welcher Färbung überhaupt veranlasst. Dann sind eben die Individuen dieser scheinbaren reinen Linie weiß, genotypisch aber durchaus verschiedenartig, die vermeintliche reine Linie ist genotypisch so wenig einheitlich als nur denkbar. Das steigert sich natürlich noch dadurch, dass wir uns, wie für den allgemeinen Farbenfaktor, natürlich auch sonst allgemeine Faktoren vorstellen können. Nun hat zwar Johannsen (Elemente 1913, S. 496 ff.), auseinandergesetzt, wie bei dauernder Selbstbefruchtung die Wahrscheinlichkeit sehr schnell wächst, auch aus Heterozygoten wirklich homozygotische reine Linien in die Hand zu bekommen. Das mag indessen zwar für die Praxis in den meisten Fällen völlig ausreichend sein. Für eine wirkliche Einheit des Systems müssen wir aber mehr verlangen. Hier müsste sich die reine Linie auch theoretisch stets als homozygot erweisen. Das tut sie aber nicht, jedenfalls sicher nicht in der Bedeutung, welche dem Begriffe heute ganz allgemein beigelegt wird. Aber auch in der Praxis sollten wir uns heute — beispielsweise bei Mutationsbeobachtungen — häufig noch viel klarer über die „Reinheit unserer reinen Linien“ sein.

Also die reine Linie ist keine Einheit des Systems. Das ist eine Tatsache von Wichtigkeit, welche nicht übersehen werden darf, welche aber bei entwickelungsgeschichtlicher Betrachtung kaum jemals genügend beachtet wurde.

Lotsy hat mir nun unterdessen geschrieben, dass er jetzt selbst auch schon zu der Erkenntnis gekommen sei, dass reine Linien noch heterozygot sein können und dass er das auch schon am 19. Februar d. J. in der Linnean Society in London auseinandergesetzt habe. Er betrachte deshalb reine Linien und das, was er Arten nenne, nicht als synonym. Er schreibt vielmehr nun: Eine Art ist meiner Anschauung nach die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution. Aus bald zu erörternden Gründen wäre es wohl besser statt genetisch hier genotypisch zu setzen. Jedenfalls aber kommen wir hiermit zu einem ganz neuen Begriff. Dieser Begriff hat auch meiner Ansicht nach eine ganz besondere Bedeutung. Er hat ohne Zweifel eine solche Bedeutung, dass er mit einem besonderen Namen zu bezeichnen ist. Denn die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genotypischer Konstitution ist in gewissem Sinne ohne Zweifel eine sehr wichtige Einheit. Es wird sich nun nur fragen, wird es zweckmäßig sein, auf diese Ein-

heit den Ausdruck Art schlechthin zu übertragen, oder sollen wir hierfür einen besonderen neuen Ausdruck, vielleicht isogene Einheit, bilden. Ich möchte diesen Begriff einmal vorläufig so benennen und im folgenden im Zusammenhange mit dem Artbegriff und dem Begriffe der reinen Linien einer kurzen Betrachtung unterziehen, da dies meiner Ansicht nach klärend in verschiedener Richtung wirken dürfte.

Die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genotypischer Konstitution ist eine Einheit. Alle die dieser Einheit angehörenden Individuen werden, abgesehen von Mutationen, genotypisch gleichwertige Nachkommen hervorbringen, und alle diese Individuen sind äußerlich, von fluktuierenden Varianten abgesehen, übereinstimmend.

Während aber die reine Linie ein realer, experimentell bestimmbarer Begriff ist, ist die isogene Einheit ein derzeit rein theoretischer Begriff. Eine isogene Einheit läge vor, wenn wir alle Gene einer Sippe gefasst hätten und dieses Bündel von reinen Linien restlos dargestellt hätten. Es ist aber mit unseren heutigen Kenntnissen ausgeschlossen, eine solche wirkliche isogene Einheit mit Sicherheit darzustellen oder zu erziehen, während wir eine reine Linie doch recht wohl erziehen können und dauernd erziehen, wie die Vererbungsarbeiten zeigen. Noch vielmehr ausgeschlossen ist es natürlich, eine isogene Einheit draußen in der Natur aufzufinden.

Wir können, wie ich schon eben sagte, immer nur die Gene feststellen, welche wir durch Bastardierung klarlegen können. Es sind das immer nur diejenigen, für welche paarweise Anlagen in den zur Bastardierung benützten Individuen vorhanden sind. All das andere ist nicht feststellbar. Über all das andere wissen wir in genotypischer Beziehung nichts. All das ist das große x, was an unseren wenigen analysierbaren Genen daranhängt, wenngleich wir mit Wahrscheinlichkeit auch da nach sehr langer Inzucht praktisch zu großer Einheitlichkeit kommen. Die isogene Einheit ist nach unseren jetzigen Vorstellungen das theoretisch erstrebenswerte Absolute; wenn wir das hätten, läge wirklich eine Einheit vor, allerdings, wie wir gleich sehen werden, doch noch eine Einheit ganz anderer Art, als man vielleicht ohne näheres Zusehen denken könnte.

Es fragt sich nun, sollen wir diese theoretische Einheit Art nennen, wie Lotsy vorschlägt, oder sollen wir das nicht. Wir wollen hierbei einmal vollkommen absehen von der Frage, inwieweit eine solche Übertragung als praktisch zu betrachten wäre. Wir wollen nur fragen, inwiefern sie dem Sinne nach berechtigt ist. Wenn unsere isogene Einheit auch eine genetische oder deutlicher gesagt, genealogische Einheit wäre, so ließe sich wohl die Frage

ventilieren, ob eine solche Übertragung am Platze wäre; dann könnte man ja doch die Ansicht vertreten, dass man hier wirklich eine verwandtschaftliche, systematisch letzte Einheit gefunden habe. Sehen wir uns nun einmal danach um, ob es sich hier wirklich um eine solche genetische Einheit handelt.

Lotsy meint das offenbar. In seinem an mich gerichteten Briefe schreibt er nämlich: „Die „durch Generationen lange Arbeit herausgearbeiteten Arten" sind meiner Auffassung nach leider Fehlschlüsse. Dass die zu einer solchen Art zusammengefassten Sippen wirklich nahe verwandt sind, ist eine bloße Annahme, die bisweilen zutreffen wird, bisweilen auch gar nicht. Ich könnte eine solche Art zusammenstellen aus Individuen, welche z. T. der Kreuzung *Antirrhinum majus* × *glutinosum*, z. T. der Kreuzung *A. majus* × *semperrirens* entstammen. Wo bleibt denn die Berechtigung solcher Arten? Tut man denn nicht besser, statt des Ausdruckes Art, der doch Verwandtschaft angeben soll, lieber den neutralen Ausdruck Artgruppe zu verwenden, welcher nichts aussagt über die Verwandtschaft der zusammengefassten Sippen, sondern nur deren Ähnlichkeit betont?" Daraus, und aus allen seinen früheren Äußerungen müssen wir doch annehmen, seine Arten, die sich mit der Definition unserer isogenen Einheiten decken, sagten über die Verwandtschaft wirklich etwas aus. Es lässt sich aber leicht zeigen, dass dies nicht der Fall ist. Wir können nämlich isogene Einheiten auf der Grundlage der Theorie der unabhängigen Gene in ihrer Anwendung auf verschiedene Linné'sche Arten mit Hilfe von Kreuzung theoretisch sehr leicht auch aus verschiedenen Linné'schen Arten herleiten. Mit anderen Worten: Eine Gesamtheit aller homozygoten Individuen gleicher genotypischer Konstitution, also eine isogene Einheit, braucht keine genetische (verwandtschaftliche) Einheit zu sein, sondern sie kann ihre Gene von verschiedenen Arten beziehen. Dadurch unterscheidet sich die isogene Einheit dann aber prinzipiell wieder von der reinen Linie, welche doch nach Johannsen (Elemente 1913, S. 154) der Inbegriff aller Individuen ist, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen.

Wir wollen uns das oben Gesagte an einem Beispiele klar machen. Wir legen dieser Betrachtung ein beliebiges Phantasie-Beispiel zugrunde.

Es kommen zur Kreuzung die folgenden drei Phantasiearten.

1. excelsior:	behaart	(BB),
	stachelig	(SS),
	eckig	(EE),
	niedrig	(hh),
	wenigsamig	(vv),
	nicht fleckig	(ff).

2. pulcher:	eckig	(EE),
	hoch	(HH),
	vielsamig	(VV),
	glatt	(ss),
	unbehaart	(bb),
	nicht fleckig	(ff).
3. grandis:	hoch	(HH),
	vielsamig	(VV),
	fleckig	(FF),
	unbehaart	(bb),
	glatt	(ss),
	rund	(ee).

Man sieht, alle drei Arten sind recht sehr verschieden gewählt. Sie würden jedenfalls mit diesen Differenzen sicher als Arten gehen. Natürlich könnten sie bei mehr Genen noch viel verschiedener sein. Wir kreuzen zuerst 1 und 2. Formuliert sieht das folgendermaßen aus:

BB SS EE hh vv ff		EE HH VV ss bb ff
behaart	×	eckig
stachelig		hoch
eckig		vielsamig
niedrig		glatt
wenigsamig		unbehaart
nicht fleckig		nicht fleckig

F_1 ergibt Bb Ss EE hH vV ff

Unter den $(2^6)^2$ möglichen Kombination der F_2 wird sich folgende homozygotische Kombination finden:

BB SS EE HH VV ff
behaart hoch
stachelig vielsamig
eckig nicht fleckig

Kreuzen wir nun 1 und 3. Das ergibt formuliert:

BB SS EE hh vv ff		HH VV FF bb ss ee
behaart	×	hoch
stachelig		vielsamig
eckig		fleckig
niedrig		unbehaart
wenigsamig		glatt
nicht fleckig		rund

F_1 ergibt Bb Ss Ee hH vV fF

Unter den $(2^6)^2$ möglichen Kombinationen der F_2 wird sich aber ebenfalls finden:

BB SS EE HH VV ff
behaart hoch
stachelig vielsamig
eckig nicht fleckig

Wir erkennen nun aus diesem Beispiel klar und deutlich, dass isogene Einheiten ganz ebenso aus verschiedenen Arten hergeleitet werden können, wie es Lotsy für die Herleitung unserer heutigen Arten annimmt. Damit ergibt sich aber wieder unwiderleglich, dass auch die isogene Einheit weit davon entfernt ist, eine genetische, auf Verwandtschaft beruhende Einheit zu sein. So lange wir aber für den Artbegriff das verwandtschaftliche oder genetische Moment fordern, wie es doch Lotsy tut und wie es heute von der Mehrzahl der Autoren geschieht — ich selbst vertrat bisher diese Anschauung, vgl. 1914, S. 156 —, ist es durchaus unmöglich, den Ausdruck Art auf die isogene Einheit oder die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution zu übertragen. Brächten wir das genetische Moment in die Begrenzung dieser Arten hinein, so würde ein und dieselbe isogene Einheit trotz genotypischer Übereinstimmung und Homozygotie oftmals auf mehrere Arten verteilt werden müssen. Das aber ist unmöglich!

Es sei nun aber im Gegensatz zu dieser Anschauung hervorgehoben, dass wir unter anderem Gesichtspunkte vielleicht das Recht in Anspruch nehmen könnten, diese isogenen Einheiten als die theoretischen Arten zu bezeichnen, dann nämlich, wenn wir von dem verwandtschaftlichen oder genetischen Moment bei der Bezeichnung einer Art überhaupt absehen und die Art nur unter dem strukturellen Gesichtspunkte begrenzen, unter welchem vor Darwin und Linné dies auch zumeist geschah. Wenn wir nur das „Isogenhomozygotische“ zur theoretischen Art zusammenfassen wollen, ganz abgesehen von der Verwandtschaft und von dem Herkommen der Gene, dann könnten wir vielleicht hier mit gutem Recht von einer theoretischen Art sprechen.

Das wird auch nicht behindert durch die Möglichkeit, dass bei strenge fremdbefruchtenden Organismen — selbststerilen Pflanzen, die meisten Tiere und der Mensch, wo nach Correns die Kombination jedesmal bei der Entstehung des Individuums entsteht und mit ihm zugrunde geht —, zwei völlig isogene Individuen wegen der unzählig möglichen Kombinationen nur sehr selten zu erwarten sind. In diesen Fällen würde dann eben die isogene Einheit oder die theoretische Art fast mit dem Individuum zusammenfallen. Noch beschränkter wäre die isogene Einheit in Fällen, wo verschiedenen Geschlechtern eigene Gene zukommen, oder auch bei Zwittern, wenn, wie nach de Vries' Ansicht bei Oenotheren, das Pollenbild und das Eizellenbild verschieden wäre.

Fassen wir die Art strukturell, so könnten wir dann aber auch von einer praktischen Art weiter in gleichem Sinne sprechen wie bisher, indem wir eben unter einer praktischen Art all die-

jenigen Sippen vereinen, welche strukturell oder genotypisch in enger Beziehung zueinander stehen.

Mit dieser Darlegung kommen wir aber zugleich, wenigstens in gewissem Sinne, zu einer alten Streitfrage: Sind Arten polyphyletisch oder monophyletisch? Können an verschiedenen Punkten der Erde dieselben Arten unabhängig wiederholt auf verschiedene Weise entstehen?

Fassen wir die Art völlig unabhängig von verwandtschaftlichen Beziehungen, nur einfach strukturell, nach ihrem fertigen Aufbau, nach dem Erbmaterial, welches sie mitbringt, dann sehen wir ohne weiteres an der Hand unseres Beispiels ein, die polyphyletische Entstehung ist möglich, wobei fraglich bleibt, ob sie häufig realisiert wird. Fassen wir die Art aber genetisch, dann ist das natürlich nicht möglich, denn dann könnte dieselbe Art ja nur aus demselben Ausgangsmaterial entstehen. Es würde eine solche polyphyletische Entstehung nur dann auch auf diesem Wege möglich sein, wenn dasselbe isogene Ausgangsmaterial an verschiedene Stellen des Erdballs verschleppt worden wäre, oder aber sich unberührt und unangegriffen von Kreuzung, Seitenmutationen etc. nur verschieden schnell entwickelt hätte. —

Es kommt also ganz auf den Standpunkt an, von welchem wir den Ausdruck Art betrachten, ob wir ihn, wenigstens in theoretischem Sinne, auf die isogene Einheit übertragen können. Unter dem Gesichtspunkt verwandtschaftlicher Betrachtung ist es ausgeschlossen, unter demjenigen struktureller Betrachtung ist es geboten.

Wir erkennen aber, sobald wir der Kreuzung zwischen verschiedenen Arten „artbildenden Einfluss“ zusprechen, wird es unmöglich, den Artbegriff weiter unter genetischen Gesichtspunkten aufrecht zu erhalten. Wir müssen dann vom verwandtschaftlichen Moment durchaus absehen. Die neuen Forschungen zwingen uns zu der Anschauung, dass der Kreuzung ein artbildender Einfluss zukommt. Wir werden also unsere Auffassung von dem Artbegriff in der Weise modifizieren müssen, dass derselbe strukturell und nicht mehr genetisch zu begrenzen ist.

Hiermit aber haben wir einmal in der isogenen Einheit das theoretische Postulat der Art, so eng begrenzt dies auch bleibt, gewonnen, und zugleich haben wir eine klare Vorstellung von dem erlangt, was wir weiter als praktische Art auffassen wollen. Solange uns nicht die restlose Klarlegung aller Gene einer beliebigen Sippe gelingt — das ferne Ziel, welches zu erreichen das heißeste Bemühen der Vererbungslehre und experimentellen Entwickelungslehre der Zukunft sein wird und sein muss, ganz gleichgültig vorderhand, inwieweit das überhaupt möglich ist — bleibt uns die isogene Einheit, die theo-

retische Art. Solange werden wir auch praktische Arten brauchen. Wie weit oder wie eng aber das Reich sein soll, welches einer solchen praktischen Art zukommt, das wird eben dauernd von der Konvention abhängen. Es wird nun auch ganz gleichgültig sein, ob wir unsere heutigen oder Linné'schen Arten weiter Arten oder Artgruppen nennen. Ja, es wird sicher der Fall sein, dass die einen Linné'schen Arten weiter als praktische Arten bezeichnet werden, andere als Artgruppen. Dies im einzelnen zu entscheiden, wird eine Aufgabe der praktischen Systematik für die Zukunft sein und bleiben. Zweifellos werden dazu auch noch alle die im Laufe der Zeit aufgefundenen und noch auffindbaren Zwischenstufen zwischen Linné'scher Art und theoretischer Art mit eigenen vorhandenen oder dem Bedürfnis anzupassenden neuen Namen, z. B. elementare Arten, Unterarten, Rassen, Abarten, Unterabarten etc. (vgl. Ascherson-Grabner, Synops. Bd. I, S. VIII) bezeichnet werden, wobei dann aber natürlich die exakte Systematik der Zukunft sich durchaus auf die Gesetze und Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre wird gründen müssen.

Es ist fast überflüssig, nochmals besonders darauf hinzuweisen, dass die isogene Einheit oder theoretische Art sich in der Natur gar nicht vorzufinden braucht. Sie entbehrt als theoretisches Postulat einer direkt praktischen Bedeutung. Wir können aber die Möglichkeit der experimentellen Erziehung einer theoretischen Art ins Auge fassen. Indessen soll man mich insofern nicht missverstehen, dass ich etwa Wert darauf legte, den Ausdruck theoretische Art auf den Begriff der isogenen Einheit zu übertragen. Die vorhergehenden Überlegungen sollten uns nur Klarheit darüber verschaffen, was in letzter Linie als theoretische Art — die Art als Einheit des Systems aufgefasst — zu denken wäre.

Weiter aber dürfte es durchaus nicht überflüssig sein, ganz kurz noch eine andere Betrachtung anzustellen. Wir haben es bisher so gehalten, als könnten wir bei unseren Arten mit den Genen beliebig kombinatorisch schalten und walten wie wir wollen. Es ist aber nötig, an die natürlich ungeheuer mächtigen korrelativen Beziehungen der einzelnen Gene untereinander wenigstens kurz zu erinnern. Durch diese korrelativen Beziehungen werden die Möglichkeiten der Umkombination sicher stark eingeschränkt und diese korrelativen Beziehungen führen dann wohl noch zu viel festeren Gleichgewichtszuständen und Einheiten, als sie durch die einfache Nebeneinanderlagerung von Genen geschaffen werden.

All das berührt aber unsere isogene Einheit insofern nicht in ihrem Wesen, als wir die homozygotisch vorhandenen gleichen Gene dann nur korrelativ verknüpft zu denken hätten.

Es bleibt nun weiterhin selbstverständlich noch fraglich, ob wir uns die einzelnen Organismen wirklich als ein solches Bündel

von Genen vorstellen dürfen. Das ist eine Frage, deren Beantwortung heute noch nicht möglich ist. Wir wissen nichts über den schon erwähnten großen Rest x. Wir werden aber auf Grund der Genentheorie versuchen müssen, immer mehr von ihm abzuschmelzen. Wie weit das möglich ist und was dann übrig bleibt, muss die Zukunft lehren. Wir werden aber auch von diesem Rest in unsere theoretische Art nichts hineinbringen dürfen, was dem Wesen nach anders wäre als in jeder Richtung gleich vererbend.

Mit den obigen Betrachtungen hoffe ich zweierlei erreicht zu haben. Einmal glaube ich, dass der Kernpunkt der Lotsy'schen und meiner eigenen Anschauungen jetzt auf gemeinsame Basis gebracht worden ist; der Begriff der Einheit der Natur ist weiter präzisiert.

Dann aber, und das ist ungleich wichtiger, scheint mir der lange Streit um die Art, der bisher immer nur eine mehr oder weniger vage Umgrenzung und Fassung des Artbegriffs erbrachte, jetzt zu einer unseren heutigen Kenntnissen angemessenen festen Grundlage geführt zu haben, wobei es aber, wie gesagt, gleichgültig ist, ob man für isogene Einheit direkt theoretische Art sagen möchte.

Ein klares Verhältnis zum Artbegriff ist aber die notwendigste Basis für die Entwickelungslehre. Dass wir diese Basis, wie aus den vorhergehenden Ausführungen zu entnehmen ist, erlangt haben, verdanken wir der exakten, experimentellen Vererbungslehre. Diese wird uns auch in Zukunft die sicherste Führerin durch die mannigfaltigen Fragen der Entwickelungslehre sein.

Zur Regelung der Lebensvorgänge.

Von **Ferdinand Röder** (Wien).

Die Anwendung der auf physikalischem und chemischem Gebiet aufgefundenen Gesetze auf die Lebenserscheinungen hat die Kluft zwischen der belebten und unbelebten Natur zwar verengert, aber bis heute nicht zu überbrücken vermocht. Die auf dem Boden der Biologie gewonnene Erkenntnis, dass chemische Prozesse die Energiequelle sind, aus der die Lebenserscheinungen fließen, macht die Frage nach der Regelung dieser Prozesse zum Grundproblem des Lebens. Es soll geprüft werden, auf welchem Wege eine Lösung dieses Problems zu erreichen ist.

Man ist von jeher geneigt gewesen, die Mannigfaltigkeit der Lebensvorgänge dem Wirken eines höheren Prinzips zuzuschreiben. Von der Seelentheorie des Aristoteles führt ein langer Weg zu Driesch's Entelechie und Reinke's Dominanten. Erklärungen

dieser Art sind für die praktische Wissenschaft wertlos. Vorstellungen, geschaffen nach dem Bilde des uns unmittelbar gegebenen und unser Handeln regelnden Denkens, Fühlens oder Wollens, befriedigen zwar das Kausalitätsbedürfnis, setzen aber an die Stelle des Problems ein anderes, das für die Forschung unzugänglich ist. Es ist das unsterbliche Verdienst Robert Mayer's, zuerst den Gedanken gefasst und in einfacher Klarheit ausgesprochen zu haben, dass die einzige Regel für echte Naturforschung diese ist: „Größenbeziehungen aufzufinden und in bestimmten Zahlen auszudrücken." Nur auf diesem Wege können wir zum Ziel der Naturwissenschaft, zur Beherrschung der Erscheinungen gelangen. Von diesem obersten Grundsatz geleitet, werden wir von vornherein alle Anschauungen ablehnen müssen, die keine messbaren, quantitativen Beziehungen enthalten.

In den einzelnen Teilen der Lebenswissenschaft hat das Problem bestimmte Formen angenommen. Die Physiologie fragt nach der Regelung der Oxydationsprozesse in den Geweben. Die geltende Ansicht geht dahin, dass die Zellen allein und unmittelbar die Intensität des Sauerstoffstroms regulieren.

So zweifellos es ist, dass eingehendere, darauf bezügliche Vorstellungen unsere Einsicht in den Verlauf des Vorganges fördern können, so sicher ist es auch, dass ihre praktische Bedeutung nicht über die der vitalistischen Anschauungen hinausgeht. Wenn wir sagen, dass der Zustand eines räumlich begrenzten Systems in einem gewissen Zeitpunkt die Menge der in einer späteren Zeit zur Verbrennung gelangenden Stoffe bestimmt, so haben wir damit nur die allgemeine Anschauung der modernen Naturwissenschaft ausgesprochen, dass in der fortlaufenden Kette von Veränderungen eines Systems jedes Glied durch das unmittelbar vorhergehende und somit auch durch jedes beliebige frühere vollständig bestimmt ist. Der Zustand des Systems in einer gegebenen Zeit ist für den Zustand in einer späteren Zeit maßgebend. Der Physiologie, die sich mit den tatsächlich bestehenden Regulationen beschäftigt, wird jede Hypothese genügen, die zwei Reihen zeitlich begrenzter und irgendwie charakterisierter Zustände des Systems zueinander in Beziehung bringt. Für die Pathologie, die sich mit der Störung der Regulation und den Maßnahmen zu ihrer Behebung befasst, leistet sie zu wenig. Diese muss sich die Frage stellen, warum der Energieinhalt des Systems von irgendeinem Zeitpunkt an geringer ist, als nach dem Zustand vor diesem Zeitpunkt zu erwarten gewesen wäre. Da die Größe der freien Energie der zur Verbrennung gelangenden Stoffe durch den vorhergehenden Zustand bestimmt ist, so muss eine Verminderung der zufließenden Sauerstoffmenge die Ursache des verminderten Energieinhaltes sein. Wir müssen daher eine Variable suchen, die das Sauerstoffangebot

unabhängig von der Nachfrage zu verändern imstande ist. Das Sauerstoffangebot wird durch die freie Energie des Sauerstoffs in einem gegebenen Zeitmomente repräsentiert, diese hängt wieder von dem Gleichgewichtszustand des chemischen Systems Oxyhämochrom $\rightleftharpoons$ Hämochrom + Sauerstoff ab. Es muss demnach der Gleichgewichtszustand selbst ein variabler sein. Da der Sauerstoffenergiestrom auf eine neue Intensität eingestellt ist, so muss die oberste Variable mit dem chemischen System räumlich verbunden sein und an seiner Materie haften. Nur eine Energieart, die diese Eigenschaft hat, besitzt auch die Fähigkeit, eine gewisse Größe der abhängig variablen aufrecht zu erhalten. Unter den veränderlichen Größen des Blutes genügt nur die Bewegungsenergie diesen Bedingungen. Folglich muss ihr ein Einfluss auf die chemische Energie des Blutes zukommen.

Dieser Gedanke wird auf den ersten Anblick gewagt erscheinen. Allein die Geschichte der Energetik beweist zur Genüge, dass neue Energiezusammenhänge nicht nur möglich, sondern auch wahrscheinlich sind. Ihre Entwickelung beginnt mit der genialen Idee Robert Mayer's, dass alle Kräfte sich ineinander verwandeln lassen und nur verschiedene Erscheinungsformen eines und desselben Objektes, einer und derselben Ursache sind. Diese Verallgemeinerung ruht damals nur auf der zuerst nachgewiesenen Beziehung zwischen mechanischer Energie und Wärme. Im Lauf der Jahrzehnte hat die Kenntnis der Energiezusammenhänge entsprechend ihrer praktischen Bedeutung stetig zugenommen. Energiearten, die lange Zeit als unabhängig voneinander angesehen wurden, sind als abhängig voneinander erkannt worden. Wir haben daher allen Grund zur Annahme, dass damit die Zahl der wirklich bestehenden Energiezusammenhänge nicht erschöpft ist und wir der Entdeckung neuer Beziehungen sicher sein können. Ob in dem betrachteten Fall solch ein uns derzeit unbekannter Zusammenhang vorliegt, konnte ja nicht entschieden werden, da bisher niemand auch nur an die Möglichkeit von Gleichgewichtsverschiebungen des genannten Systems im arteriellen Anteil des großen Kreislaufs gedacht hat.

Bestätigt wird dieser Zusammenhang zunächst durch die Tatsache, dass die Größe der Bewegungsenergie des Blutes in einem Organ in einem proportionalen Verhältnis zur Funktion des Organs steht. Dass von den beiden veränderlichen Größen die chemische Energie die abhängig Variable darstellen kann, kommt in einem empirischen Gesetz aus der Entwickelung zum Ausdruck. Thoma fand durch Beobachtung der Entwickelung der *Area vasculosa* des Hühnerembryo, dass das Wachstum der Gefäßlichtung oder was gleichbedeutend ist, das Flächenwachstum der Gefäßwand von der Stromgeschwindigkeit des Blutes abhängt. Die Abhängigkeit der Größe der freien Energie des Sauerstoffs von der Bewegungsenergie

des Blutes tritt ferner in den verschiedenen Versuchen zur Bestimmung des Sauerstoffdrucks im Plasma in Erscheinung, wo die durch die Methodik veranlasste Variation der Bewegungsenergie und Variation der Größe des Sauerstoffdrucks parallel laufen[1]).

Paradoxien der verschiedensten Art finden ihre gemeinsame ungezwungene Erklärung. Pflüger zeigte[2]), dass entsprechend den Speichelanalysen der Wert des Sauerstoffgehalts im Plasma doppelt so hoch sein müsse als es selbst gesättigt bei dem Partialdruck des atmosphärischen Sauerstoffs aufzunehmen imstande ist.

Külz hat „diese Paradoxie" durch Untersuchung des menschlichen Speichels im wesentlichen bestätigt, nur mit dem bemerkenswerten Unterschiede, dass die von ihm ermittelten Werte durchwegs höher sind als die auf den Hundespeichel bezüglichen Zahlen Pflüger's. Selbst nach Abzug eines durch eventuelles Eindringen atmosphärischer Luft verursachten Fehlbetrages (vgl. Bohr in Nagel's Handbuch I, S. 131) bleibt ein Durchschnittswert von 0,8% übrig. Es ist zweifellos nicht zulässig, einen um 60% erhöhten Durchschnittswert als mit der von Pflüger gefundenen Zahl (0,5%) so ziemlich übereinstimmend zu bezeichnen. Ist es da nur ein Zufall, dass die Haldane'schen Werte der Sauerstoffspannungen für den Hund und Menschen eine gleichsinnige Differenz von ca. 60% aufweisen?

Der Sauerstoffdruck sinkt im Fieber, unter andern pathologischen Bedingungen und vor dem Tode[4]). — In den Versuchen von Haldane und Smith[5]) mit niedrigen Sauerstoffspannungen der Einatmungsluft sehen wir, dass unter den Mäusen diejenige, deren Blut bloß zu 40% mit CO gesättigt war und eine Sauerstoffspannung von 10,8% aufwies, an Sauerstoffmangel zugrunde ging, während eine andere mit einer Sättigung an CO von 75%, aber einer O_2-Spannung von 32% einer Atmosphäre weiterlebte, ohne viel Schaden zu nehmen. Man sollte doch meinen, dass die erstere mit Rücksicht auf die größere den Zellen zur Verfügung stehende absolute Sauerstoffmenge besser daran wäre.

Man pflegt den Ergebnissen von Haldane und Smith Misstrauen entgegenzubringen, da sie mit den geläufigen Ideen nicht in Einklang zu bringen sind. Allein selbst Krogh, der aus diesem Grund ihre Richtigkeit bestreitet, meint a. a. O.: „Die Experimente scheinen mit ganz außergewöhnlicher Sorgfalt und Umsicht angestellt worden zu sein. Jede erdenkliche Vorsicht gegen einen Irr-

1) Vgl. Röder. Über eine engere Beziehung zwischen Atmung und Kreislauf. Centralbl. f. Physiologie, Bd. XXII, Nr. 23.

2) Die Gase der Sekrete. Pflüger's Archiv Bd. II, S. 156.

3) Zeitschr. f. Biologie Bd. XXIII, S. 321.

4) On the tension of gases in the arterial blood. By Krogh, Skand. Arch. f. Physiologie Bd. XXIII, S. 179.

5) Journal of physiologie Bd. XXII, p. 231 ff.

tum wurde geübt und ich bin, obwohl ich mich sehr bemüht habe, nicht imstande gewesen, irgendeinen Fehler in ihren Methoden zu entdecken."

Keinesfalls darf das Misstrauen so weit gehen, auch die relativen Werte anzuzweifeln. Und täte man selbst dies, so bedürfte noch immer die Tatsache der Erklärung, warum die Maus mit dem geringen Sauerstoffgehalt des Blutes weiterleben kann, während die Maus mit dem größeren Sauerstoffgehalt an Sauerstoffmangel zugrunde geht.

Die Tatsachen lügen nicht, nur die Deutung trügt. Durch unsere Annahme wird die Tatsache begreiflich, da der Sauerstoffdruck ein Maß der Gleichgewichtsverschiebung und damit des Sauerstoffangebotes ist. Je geringer gegenüber der Norm die Gleichgewichtsverschiebung des chemischen Systems Oxyhämochrom ⇄ Hämochrom + Sauerstoff ist, desto geringer wird bei der eintretenden Störung der Gleichgewichtslage in den Kapillaren die Menge des in einem Zeitdifferential abdunstenden Sauerstoffstroms sein.

Der Steigerung der Gleichgewichtsverschiebung entspricht eine Steigerung des Sauerstoffangebotes und wegen der Erhöhung seines Potentials auch eine Steigerung der Reaktions- oder Zündfähigkeit des Sauerstoffs. Diese Konsequenz findet in dem Vergleich der bei verschiedenen Tiergattungen für die Höhe der Sauerstoffspannung und der Oxydationsprozesse gefundenen Zahlen[6]) eine Stütze. Damit wäre, wie in den modernen Kraftmaschinen auch im höheren tierischen Organismus der Warmblüter, neben der Füllungsregelung die Spannungsregulation verwirklicht als eine Folge der Wechselbeziehung zwischen chemischer Energie und Bewegungsenergie. Die Bewegungsenergie ist ein Regulator, der in einem Organ bei gesteigerter Funktion die Mittel zu ihrer Erhaltung schafft. Erhöhung des Druckes, unter welchem das Blut in die Kranzgefäße getrieben wird, steigert die Systolenhöhe[7]).

Entscheidend aber in der Frage des Zusammenhanges bleibt, dass die Unabhängigkeit zweier Erscheinungen voneinander nie von vornherein behauptet werden darf, sondern stets für alle besonderen Fälle experimentell bewiesen werden muss. Gerade der Beweis von Unabhängigkeiten ist es aber, der den exakten Beweis einer Abhängigkeit erst möglich macht, indem er durch Ausschluss aller Umstände, die keinen Einfluss auf die Erscheinung haben, jenen aufdeckt, dessen Änderungen mit entsprechenden Änderungen der Erscheinung verbunden sind. In dem verwickelten Getriebe der

6) Haldane und Smith, Journal of physiologie Bd. XXII, S. 231ff. und Nencki und Sieber, Pflüger's Archiv Bd. XXXI, S. 319f.

7) Am ausgeschnittenen Herzen nachgewiesen von Magrath und Kennedy, Schirrmacher, vgl. Langendorff, Ergebn. d. Physioiogie 1 (2), 300.

Naturerscheinungen muss daher der Beweis der Unabhängigkeiten dem der Abhängigkeit vorausgehen.

Als[8]) Newton die Proportionalität von Masse und Gewicht nachwies, stellte er zunächst fest, dass der Proportionalitätsfaktor von der chemischen Natur der Körper unabhängig ist, dass also gleiche Gewichte der verschiedenartigsten Körper auch die gleiche Masse besitzen. Zu diesem Nachweis verwendete er das Pendel, indem er experimentell zeigte, dass ein aus einem Faden und einer Kugel zusammengesetztes Pendel genau die gleiche Schwingungsdauer besaß, gleichgültig aus welchem Stoff die Kugel gemacht war. Er hat sich sogar die Frage gestellt, ob nicht vielleicht das Leben auf jenes Verhältnis einen Einfluss haben könnte; er füllte deshalb eine Hohlkugel mit Getreidekörnern und ließ sie schwingen. Auch dieses Pendel zeigte dieselbe Schwingungsdauer. Obwohl in diesem Falle gewiss nichts für die Wahrscheinlichkeit eines solchen Einflusses sprach, fühlte sich Newton dennoch veranlasst, das Selbstverständliche einem experimentellen Beweis zu unterziehen. In unserem Falle aber ist die Wahrscheinlichkeit der Abhängigkeit bei weitem größer als die der Unabhängigkeit. Denn der Wahrscheinlichkeit höherer Ordnung aus der Verallgemeinerung der Erfahrung der Energieumwandlungen steht die Wahrscheinlichkeit niedrigerer Ordnung aus der besonderen Erfahrung gegenüber, dass wir bisher kein Beispiel eines Zusammenhanges von Bewegungsenergie und chemischer Energie beobachtet haben. Wir müssen uns aber bewusst sein, dass dieser wichtigste Teil der Erfahrung, die Beobachtung, bei dieser Beziehung infolge ihrer Eigenart fehlen muss, da sich ja die Untersuchung chemischer Systeme vor allem auf Ruhe des Objekts gründet. Der andere Teil unserer Erfahrung aber, das Experiment[9]), beweist gerade die Abhängigkeit.

Hat dadurch die Wahrscheinlichkeit des Zusammenhanges beider Energiearten den Grad der Sicherheit erlangt, so ist damit noch nicht die Wahrscheinlichkeit seiner Bedeutung entschieden. Für die praktische Chemie ist die Beziehung gewiss von geringer Bedeutung, da ihr in der Wärme ein weitaus einfacheres und ökonomischeres Mittel zur Beeinflussung des Reaktionsverlaufes zu Gebote steht als in der Erzeugung gleichwertiger Geschwindigkeiten. Dies ist neben den technischen Schwierigkeiten des Nachweises jedenfalls der Grund, warum die Beziehung nicht weiter verfolgt worden ist. Begreiflicherweise finden nun in der Tochterwissenschaft zunächst jene gut gekannten Beziehungen Aufnahme und Anwendung, denen bereits auf dem Gebiete ihrer Entdeckung eine

8) Zitiert aus Ostwald: Die Energie.

9) Vgl. Bredig: Über den Einfluss der Zentrifugalkraft auf chemische Systeme. Zeitschr. f. physikal. Chemie 17.

gewisse Bedeutung zukommt. Allein was berechtigt uns, den chemischen Wert der Bewegungsenergie, der in einem einzigen Beispiel der unbelebten Natur bestimmt ist, als Maß anzusehen, nach welchem wir die Bedeutung der Umwandlung überhaupt beurteilen? Hat nicht der Wärmewert der chemischen Energien verschiedener Stoffe die verschiedenste Größe und damit die verschiedenste Bedeutung? Muss das gleiche nicht von dem chemischen Wert der Bewegungsenergie gelten, was übrigens bereits durch einige Beispiele[10]) bestätigt erscheint? Um wie viel mehr in der belebten Natur, wie das analoge Verhalten anderer Energiearten beweist.

Bereits im Anfang des vorigen Jahrhunderts ist die Frage nach dem Einfluss der Schwere auf chemische Systeme aufgeworfen worden. Gay Lussac stellte dann Versuche darüber an, ob eine Salzlösung unter dem Einfluss der Schwerkraft in einer vertikalen 2 m langen Säule am unteren Ende eine andere Konzentration annehme als am oberen Ende. Er erhielt ein negatives Resultat. Gouy und Chaperon haben dieses Ergebnis später aufgeklärt, indem sie thermodynamisch den Einfluss der Gravitation auf die Konzentration aus der Änderung der Dichte mit der Konzentration berechneten und denselben so klein fanden, dass seine experimentelle Feststellung nicht ausführbar ist. In der unbelebten Natur kann daher der Einfluss der Schwere gewiss vernachlässigt werden. Anders in der belebten Natur. Hier finden wir, dass der Einfluss minimalster Potentialdifferenzen dieser Energie zum Ausdruck kommt. So vermögen sie in dem undifferenzierten, sich furchenden Froschei die chemische Differenzierung, die Lage der Spindel zu bestimmen. Durch Kompensation der Schwere durch andere Energiearten wird ihre Einwirkung aufgehoben und dadurch die Teilungsebene verlagert. (Vgl. die Arbeiten von Pflüger und Roux.) Der Einfluss der Bewegungsenergie auf das O_2-Additionsprodukt des Hämochroms kann in keinem höheren Grade unser Staunen erregen als die Einwirkung der Schwere auf lebende chemische Systeme.

Die Versuche an Froscheiern decken noch einen anderen Zusammenhang auf. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen entsteht die entsprechende Körperhälfte, bei ihrer Trennung liefert jede einen ganzen Embryo. Was gibt den Oxydationsprozessen, die von der gleichen chemischen Materie ihren Ausgang nehmen, das eine Mal diese, das andere Mal jene Richtung? Welche Instanz außer der gleichen Entwickelung hat die in Zusammenhang mit der zerstörten Blastomere verbleibende Furchungszelle mit der

10) Vgl. Röder: Über die Verschiebung des chem. Gleichgewichts durch Bewegungsenergie. Biochem Zeitschr. Bd. 40, S. 348 ff.

Blastomere des normalen Eies, ferner die losgelöste Blastomere mit dem ganzen Ei gemeinsam? Welche Instanz neben der Verschiedenheit der Entwickelung ist in der in Verbindung mit der zerstörten verbleibenden Blastomere und in der losgelösten verschieden? Die Antwort auf alle drei Fragen kann nur lauten: Das Verhalten der Oberfläche. Daraus folgt mit logischer Konsequenz, dass diese Instanz in Beziehung stehen muss zur Entwickelung, oder präziser ausgedrückt, dass zwischen den der Entwickelung zugrunde liegenden chemischen Vorgängen und der Oberflächenenergie ein Abhängigkeitsverhältnis besteht.

Einen anderen Beweis der Bedeutung der Oberflächenspannung liefern die Untersuchungen Fr. Czapek's, welche zeigen, dass die Oberflächeneigenschaften und deren kolloidchemische Beziehungen zu den Stoffen es sind, die über die Aktivität oder Nichtaktivität der an die Pflanzenzellen herantretenden Stoffe entscheiden, nicht, wie man früher glaubte, deren chemische Natur, so dass Stoffe verschiedensten chemischen Charakters die gleiche physiologische Wirksamkeit ausüben, wofern sie nur die Oberflächenspannung der Plasmahaut in gleicher Weise beeinflussen. Der naheliegende Vergleich mit dem Wirkungsmechanismus der Narcotica im Tierkörper lässt an die Möglichkeit denken, dass auch hier die Veränderung der Oberflächenspannung durch die lipoidlöslichen Stoffe die primäre Ursache der geänderten Stoffaufnahme, der von Verworn nachgewiesenen Verminderung der Sauerstoffverwertung ist. Wie viele Erscheinungen in der Natur mögen von den Raumenergien beherrscht sein, deren Einfluss uns infolge ihrer stiefmütterlichen Behandlung bisher verborgen geblieben ist.

Im Sinne der angestellten Betrachtung erscheint die allgemeine Frage nach der Regelung der Lebensvorgänge einer Lösung zugänglich. Wir sehen, dass Energiearten, die im Anorganischen keine oder eine untergeordnete Rolle spielen, zu ungeahnter Bedeutung gelangen. Der Grund dieser Verschiedenheit in der Wirkungsweise liegt zweifellos in der mit der chemischen Natur der Stoffe zusammenhängenden Größe der Konstanten, die in den Bedingungsgleichungen der Energieumwandlung enthalten sind. Den Konstanten entsprechend vermögen diese Energiearten in gewissen chemischen Komplexen, der belebten Materie, messbare Änderungen zu erzeugen, in der unbelebten Materie fallen die bewirkten Potentialunterschiede zumeist unter die Schwelle der Messbarkeit. Auf diese Weise lassen sich die Erscheinungen der belebten und unbelebten Natur unter einer höheren Einheit zusammenfassen. Macht die äußerliche Verbindung der Extensitätsgrößen der Raumenergie und der chemischen Energie den Begriff der Materie aus, so ist es die innere Verkettung ihrer Intensitätsgrößen, die der Materie Leben verleiht. In

dem allseitigen, gleichmäßigen inneren Zusammenhang aller räumlich verbundenen Energien liegt der Schlüssel zu einer Theorie des Lebens.

Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperatur-Aberrationen der Schmetterlinge.

Von **Oskar Prochnow**, Berlin-Lichterfelde.

Die bisher angewandte Methode.

Alle Experimentatoren dieses Gebietes haben sich bisher der von den ersten auf diesem Felde tätigen Forschern veröffentlichten Methoden bedient. Das Verfahren besteht in der Hauptsache darin, dass man zunächst die Puppen der zu verwendenden Schmetterlinge eine gewisse meist nach der Verhärtung des Chitins oberflächlich beurteilte Zeit sich entwickeln lässt und sie dann in die abnorme Temperatur bringt. Handelt es sich um die Gewinnung der nach dem Vorgang von E. Fischer Wärme- und Kälte-Aberrationen genannten Formen, so belässt man die Tiere bis zur Beendigung des Versuches in der abnormen Temperatur, also etwa im Eiskasten oder im Wärmeschrank in einer Temperatur von ungefähr 33—38° C. Dann werden die Puppen wieder in normal temperierte Luft gebracht, wo sie die Entwickelung beenden. Handelt es sich dagegen um die Gewinnung der sogen. Frost- und Hitze-Aberrationen, so werden die Puppen an einer ganzen Anzahl von Tagen, nachdem sie ein gewisses Alter erreicht haben, täglich mehrmals den extremen Temperaturen von etwa —5 bis —10° C. oder +39 bis +45° C. ausgesetzt, jedesmal ungefähr 2—3 Stunden. Zwischen den einzelnen Expositionen bleiben die Tiere in Zimmertemperatur.

Obwohl schon frühzeitig erkannt wurde, dass es in der Entwickelung der Puppen ein für die Bildung der Aberrationen sensibles Stadium gibt, begnügte man sich doch mit einer Abschätzung des nach der Verpuppung verflossenen Entwickelungsabschnittes, indem man auf den Glanz des Chitins achtete — Fischer gibt „halbmatten Glanz“ als Kennzeichen des sensiblen Stadiums an — oder auf die Zeitdauer der Entwickelung, meist ohne Beachtung der dabei auf die Puppen einwirkenden Temperatur. Obwohl die zur Verwendung kommenden Puppen wohl ausnahmslos im Zimmer aufbewahrt wurden, so ist die Temperatur, in der sich die Puppen dabei entwickelten, doch recht wenig konstant. Ich schätze die Schwankungen der als normal empfundenen Zimmertemperatur auf die zwischen etwa 17—25° C.

Mit dieser Methode steht das in der Regel nicht günstige Ergebnis der Versuche in Beziehung: Es ergaben sich meist neben

einigen Stücken der gewünschten Form eine Menge von Übergangsformen und von gar nicht beeinflussten Faltern.

Von Versuchen, die analytische — d. h. wissenschaftliche — Methode in dieses Forschungsgebiet einzuführen, ist bisher nichts bekannt geworden.

Ziele meiner Temperaturexperimente.

Durch die Versuchsergebnisse von Standfuß und E. Fischer wurde ich schon 1904 dazu angeregt, Versuche anzustellen, ob die durch die Temperatureinwirkung erzielten Aberrationen sich als atavistische oder Rückschlagserscheinungen erweisen lassen. Dieser Gedanke wurde zunächst von E. Fischer ausgesprochen und durch Gegenüberstellung der verschiedenen Aberrationen der einzelnen *Vanessa*-Arten, die einander in der Tat sehr ähnlich sehen, begründet. Diese Auffassung blieb nicht unangefochten; besonders machte Schröder geltend, dass die Aberrationen nicht den Eindruck früherer phylogenetischer Entwickelungsstadien machten, sondern aussähen, als ob sie mit schwarzem Pigment überflutet wären. Dagegen wies ich schon in der Arbeit „Über die Färbung der *Lepidoptera*“ (Ent. Zeitschr., 1906–1907) darauf hin, dass wir offenbar zweierlei unterscheiden müssen: einmal die Pigmentierung überhaupt, die allerdings durch die Temperatureinwirkung oft sehr beeinflusst wird, und zweitens die Anlage des Pigmentes an den verschiedenen Stellen des Flügels. Bei der Beurteilung des Charakters der Temperaturformen dürften wir nur die Verteilung des Pigmentes prüfen. Ich stellte damals eine Reihe von Fällen zusammen, in denen sich zeigt, dass auch bei stark veränderten Formen partielle Reduktionen der Pigmentierung vorkommen.

Der Gedanke an Rückschlag befestigte sich so noch mehr, als es allein die vergleichende Gegenüberstellung der Formen besonders von *Vanessa urticae* L. und *io* L. vermocht hätte.

Wenn es nun möglich wäre, aus dem Experiment selbst dafür Beweisgründe herzuleiten, dass die Temperaturformen wenigstens partiell atavistischen Charakter haben, so — dachte ich — würden sich hier zwei Beweisgründe gegenseitig stützen.

Ich fasste die Temperaturwirkung als Reizwirkung auf und wollte zunächst prüfen, ob sich die Bedingungen genau festlegen lassen, unter denen die Aberrationen auftreten.

War das möglich, so war man berechtigt, die Aberrationen als typische Formen aufzufassen und die Anlage zum Rückschlag als vorhanden in allen Einzeltieren der Art.

Dann war die weitere Frage zu beantworten, ob die verschiedenen Aberrationen einer Art in irgendeiner Beziehung zueinander stehen. Wollen wir sie nämlich alle als stammesgeschichtliche Formen ansprechen, so muss, wenn die Anlage zum Rückschlag

normalerweise stets rekapituliert wird, die Reihenfolge der Fähigkeit zum Rückschlag zu den verschiedenen Formen einer Art dieselbe sein, wie die der Formen selbst gewesen ist, die wir aus der Analyse der Zeichnung erschließen oder:

Die sensible Periode zum Rückschlag zu phylogenetisch älteren Formen muss in der Ontogenie früher auftreten als die für phylogenetisch jüngere Formen.

Dass eine solche Sensibilitätsperiode im Leben der Puppe vorhanden ist, war schon früher festgestellt; doch waren die Merkmale dieser Periode, wie ich oben schon sagte, nicht scharf kontrollierbar, nicht messbar im Sinne der Physiologie.

Obwohl ich heute noch nicht in der Lage bin, auf die Hauptfrage, die ich mir bei meinen Versuchen vorlegte, einzugehen, so halte ich doch eine Veröffentlichung eines Teiles der Ergebnisse für nützlich, nämlich der Ergebnisse, die sich auf die Umgestaltung der Methode beziehen: in dieser Hinsicht erwarte ich von der Fortführung der Versuche nicht viel Neues.

Die Ergebnisse dürften den auf diesem Felde tätigen Experimentatoren nützlich sein.

Der Einfluss der Entwickelungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen auf das Eintreten der Sensibilitätsperiode der Puppen.

Es lag nahe, von allen den verschiedenen Entwickelungsfaktoren von vornherein der Temperatur einen besonders großen Einfluss auf das Eintreten der Sensibilitätsperiode im Puppenstadium zuzuerkennen.

Um das empfindliche Stadium aufzufinden, setzte ich von jeder Art, für die ich die Bestimmung vornehmen wollte, eine Reihe von Serien, für die der Eintritt der Verpuppung und die Temperatur, in der die Puppen bis zum Beginn des Versuches aufbewahrt wurden, aufgezeichnet wurden, der Einwirkung der verschiedenen — hohen oder tiefen — Temperaturen aus und stellte die Ergebnisse fest. Dann zeigte sich, dass von allen Serien meist nur eine oder doch nur wenige, deren Einzeltiere einen ungefähr gleichen Abschnitt der Entwickelung vor dem Versuch durchlaufen hatten, vom Typus abweichende Falter ergaben.

Damit war aber erst ein Teil der Bestimmung der Sensibilitätsperiode erledigt.

Denn die Zimmertemperaturen, in denen die Puppen in der Regel gehalten werden, schwanken nicht unbedeutend; ich schätze die vom Wärmebedürfnis des Experimentators und den Außentemperaturen abhängigen Zimmertemperaturen, denen die Puppen in den wegen des Auftretens der Raupen nur für Versuche in

Frage kommenden Sommer- und Herbstmonaten ausgesetzt sind, auf 17—25° C.

Es muss also die Abhängigkeit der Entwickelungsgeschwindigkeit von der Temperatur bestimmt werden, damit man für jede Temperatur den zugehörigen, etwa in einer Stunde durchmessenen Bruchteil der Entwickelung angeben und dann die Angaben bei den verschiedenen Temperaturen miteinander vergleichen kann.

Ich habe diese Abhängigkeit der Entwickelungsgeschwindigkeit von der Temperatur im anderen Zusammenhange für verschiedene *Vanessa*-Puppen allgemein innerhalb der Grenzen, zwischen denen sich die Entwickelung überhaupt vollzieht, mit Hilfe eines großen Fächerthermostaten bestimmt, für ein Intervall also, das über das für unsere Zwecke nötige weit hinausragt.

Ich messe die Entwickelungsgeschwindigkeit entsprechend dem Verfahren der Physik durch den in der Zeiteinheit (1 Stunde) durchmessenen Bruchteil der als Einheit gesetzten Gesamtentwickelung. Natürlich könnte man auch umgekehrt verfahren und die Entwickelungsgeschwindigkeit durch die Anzahl der Stunden messen, die bei der herrschenden Temperatur für die ganze Entwickelung nötig sind. Da jedoch in diesem Falle die Zahlenwerte der Geschwindigkeit reziprok wären, so verdient das erste Messverfahren wegen der leichteren Übersicht über die Zahlenwerte, die es ermöglicht, den Vorzug.

Die nachstehende Übersicht zeigt, dass der Einfluss der Temperatur selbst innerhalb der engen Grenzen der Zimmertemperatur nicht vernachlässigt werden darf, wenn man genaue Ergebnisse haben will. Eine Puppe, die sich eine Anzahl von Stunden in einer Temperatur von 24° C. entwickelt hat, ist „doppelt so alt“ wie eine andere, die man in 17° C. warmer Luft aufbewahrte. Nur durch Zeit- und Temperaturangaben ist also ein bestimmtes Stadium der Entwickelung zu kennzeichnen.

Andere Entwickelungsfaktoren, z. B. die relative Feuchtigkeit, scheinen von sehr geringem Einfluss auf die Schnelligkeit der Entwickelung zu sein. Um den möglichen Einfluss der Feuchtigkeit auszuschalten, wurden die Puppen zur Bestimmung der Entwickelungsgeschwindigkeit in einer mit Feuchtigkeit tunlichst gesättigten Luft gehalten.

Ein Vergleich der Ergebnisse ergab, dass zur Erzielung der Aberration

ichnusoides die Puppen 0,06—0,08 ihrer Gesamtentwickelung,
hygiaea „ „ 0,09 „ „ ,
belisaria „ „ 0,08 „ „

vor Beginn des Versuches durchlaufen haben müssen.

Es ist zu erwarten, dass weitere statistische Versuche eine noch bestimmtere Angabe des geeignetsten Entwickelungsalters gestatten

werden. Von störendem Einfluss ist nämlich die nicht unbedeutende Variabilität. Trotzdem gelang es in vielen Versuchen, alle verwendeten Puppen zu den Aberrationen umzugestalten. Diese Formen sind also in dem Sinne als normale anzusehen, als jedes Einzeltier die Anlage dazu in sich trägt und es nur der äußeren Umstände bedarf, die latenten Anlagen durch einen geeigneten Reiz zur Entfaltung zu bringen.

Die Entwickelungsgeschwindigkeiten einiger *Vanessa*-Puppen in der Stunde, gemessen in $^{n}/_{10\,000}$ der Gesamtdauer bei t° C.

Vanessa urticae L.		*Vanessa io* L.	
t	n	t	n
5,1	3,4	5,3	3
6,9	3,9	6,6	4
9,7	8,9	9,7	6
11,0	10	10,8	10
12,6	18		
13,4	19	13,3	13
15,0	22	14,8	17
16,3	27	16,6	24
17,3	28		
18,2	32	18,5	29
19,1	35	19,4	31
19,9	39	20,3	34
21,8	45	22,1	38
24,3	58	25,0	46
26,2	61		
27,2	76	27,1	52
28,7	86	29,2	64
30,1	86		
30,9	89		
32,7	90	32,6	63
33,9	87		
34,6	87		
(39,0)	(25)	(36,2)	(24)
(40,0)	(6)		

Vanessa polychloros L.		*Vanessa antiopa* L.	
t	n	t	n
12,2	11	12,0	8
14,8	13	14,7	13
20,2	25	20,4	28
25,0	47	24,0	40
28,6	56	30,2	55
30,9	68	32,3	56
36,0	40	36,3	37

Ich sehe in diesem Ergebnis bereits einen Teil der Antwort der oben aufgeworfenen Frage: ob wir die Aberrationen als Rück-

schlagserscheinungen aufzufassen haben. Wären es keine Rückschlagsformen, so wäre nicht verständlich, warum alle Formen nach der gleichen Richtung vom Typus abweichen.

Diese Versuche setzen uns in den Stand, im voraus zu bestimmen, welche Einzelbedingungen wir erfüllen müssen, wenn wir eine bestimmte Form aus einer bestimmten Puppe erzielen wollen und, wenn noch weitere Versuche angestellt sind, die Wahrscheinlichkeit zu bestimmen, mit der das gewünschte Versuchsergebnis eintritt.

Eine weitere Vereinfachung der Methode.

Als Mangel der überlieferten Methode zur Gewinnung der bei sehr hohen und sehr tiefen Temperaturen auftretenden Aberrationen empfand ich es, dass man die Puppen den extremen Temperaturen wiederholt aussetzen sollte, etwa 6—12mal, und ihnen zwischen den Expositionen Zeit geben sollte, sich von den schädlichen Einwirkungen der Temperatur zu erholen. Bei Anwendung dieses Verfahrens ist es leicht möglich, dass nicht die erste Exposition auf die Puppe einwirkt, sondern die zweite, dritte oder noch eine andere der späteren. Dadurch wird eine Kontrolle der für das Eintreten der Aberrationsbildung günstigen Zeit erschwert, ja sogar ganz unmöglich gemacht.

Es zeigte sich, dass eine Exposition ausreicht, selbst die vom Typus am meisten entfernten Aberrationen zu erzielen. Ich habe seit dem Jahre 1906 nur noch nach dieser Methode gearbeitet.

Weitere Aufgaben auf diesem Gebiete.

1. Es ist zu untersuchen, ob die durch Temperatureinwirkung erzielten Aberrationen verschiedenen Gepräges, z. B. die Formen der *Vanessa urticae* L.: *ichnusa*, *polaris*, *ichnusoides*, in ihrem Auftreten an verschiedene Zeitpunkte der Gesamtentwickelung, zu denen die anormale Temperatur einwirken muss, gebunden sind, und ob die Reihenfolge dieser Zeitpunkte der aus der Zeichnungsentwickelung zu erschließenden phylogenetischen Reihenfolge der Formen entspricht.

2. Es ist festzustellen, wie verschiedene Temperaturen innerhalb der für die einzelnen Formen in Betracht kommenden Temperaturgrenzen das relative, für die einzelnen Formen bestimmende Entwickelungsalter verschieben. (Bei Anwendung höherer Temperaturen kann die Puppe relativ älter sein; der stärkere Reiz genügt dann trotzdem zum Hervorrufen der Rückschlagsform.)

3. Der Einfluss der Feuchtigkeit nicht nur während der Exposition, sondern auch nachher ist messend zu verfolgen.

Ergebnisse.

1. Alle durch Temperatureinwirkung auf das Puppenstadium der Schmetterlinge erzielten Aberrationen können durch Anwendung einer einzigen Exposition gewonnen werden.

2. Im Leben jeder Puppe gibt es eine bestimmte für die Entstehung der Aberrationen sensible Periode: Die Aberrativität ist eine normale Eigenschaft jeder Puppe der Art.

3. Die Sensibilitätsperiode liegt am Ende des ersten Zehntels der gesamten Entwickelung in der Puppe. Sie kann durch Angabe der seit der Verpuppung vergangenen Zeit und der während dieser Zeit auf die Puppe einwirkenden Temperatur gekennzeichnet werden oder durch Angabe des nach den Werten der Entwickelungsgeschwindigkeit bestimmten Bruchteils der Gesamtentwickelung.

Über die Ursachen und Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit der Raupen.

Von Dr. med. E. Fischer in Zürich.

Zur genaueren Orientierung in den folgenden Ausführungen muss ich den Leser zunächst auf meine erste über dieses Thema gebrachte Abhandlung verweisen, die in Heft 13—16 des XXVI. Bandes dieser Zeitschrift (1906) erschien. In annähernd gleicher Weise dürfte auch das mit Zusätzen versehene Autoreferat in der „Entomologischen Zeitschrift", Guben, Nr. 39, XX. Jahrg. (1. III. 1907) dienlich sein.

Immerhin muss ich, um die neuen Tatsachen nicht so ganz unvermittelt zu bringen, an dieser Stelle den Inhalt jener ersten Arbeit kurz resümieren:

Nach Nennung der sechs verschiedenen Raupenkrankheiten: Darmkatarrh, Muscardine (Kalksucht), Schwindsucht, Gelb- oder Fettsucht[1]) (Grasserie), Pebrine (Gattina) und Flacherie (Schlaffsucht) und kurzem Hinweise auf ihre Ursachen und Symptome, suchte ich dort die primären Ursachen der sogen. Flacherie als der gefährlichsten aller Raupenkrankheiten auf dem Wege der Beobachtung und des experimentellen Versuches zu ermitteln. Im Verlaufe zahlreicher und sehr umfangreicher Zuchten von Vanessen- und anderen Raupenarten war mir bereits im Frühjahr 1903 aufgefallen, dass schon viele Tage vor dem sichtbaren Ausbruche der Flacherie die Raupen einen eigenartigen süßlichen Geruch verbreiteten und dass dieser auffallende Geruch ganz besonders hervortrat, wenn ich die Futterzweige in Wasser einstellte (einfrischte) und jeden Tag nur einmal oder nur jeden zweiten Tag erneuert hatte, dass er aber ab-

---

1) Jetzt von B. Wahl als Polyederkrankheit bezeichnet.

nahm und gänzlich verschwand, wenn das Futter jeden Tag zweimal erneuert wurde. Dabei konnte ich bestimmt feststellen, dass dieser Geruch nicht von den Blättern der Nahrung, sondern von den Raupen selbst ausging. Die Vermutung lag somit nahe, dass es sich in diesem Geruche um ein Vorzeichen oder Frühsymptom der Flacherie oder um ein Anzeichen der eingetretenen Disposition handle und dass irgendeine Abnormität der Nahrung (in diesem Falle eine Abnormität des ins Wasser eingestellten Futters) die Ursache zur Flacheriekrankheit abgeben könnte und daraufhin vorgenommene Kontrollfütterungsversuche ergaben die Richtigkeit dieser Vermutung, denn bei zweimal täglich erneuerter Nahrung zeigten die Raupen keinen Geruch mehr und blieben gesund, während diejenigen, denen die Nahrung täglich nur einmal erneuert, aber durch Einfrischen ins Wasser vor Verwelken geschützt wurde, jenen süßlichen Geruch in immer stärkerem Grade verbreiteten und schließlich z. T. sogar an Flacherie erkrankten und daran zugrunde gingen. Weitere Untersuchungen hatten sodann ergeben, dass nicht das in die Blätter aufgenommene Wasser an sich, sondern höchstwahrscheinlich eine durch dasselbe erzeugte Veränderung des Blattplasmas zu einer Verdauungs- oder Stoffwechselstörung der Raupen und damit zur Krankheitsdisposition geführt hatte, dass also eine innere Verderbnis und Zersetzung der Nahrung die Grundursache der Erkrankung ist.

Für diese Untersuchungen hatten sich die zur Flacherie ohnehin sehr geneigten Raupen von *Vanessa polychloros* L., *xanthomelas* Esp., *antiopa* L. und *Pyrameis cardui* L. als äußerst geeignete Versuchstiere und somit als ganz vortreffliche lebende Reagentien erwiesen.

Andere Nahrungspflanzen und ebenso andere Raupenarten verhalten sich gegen das Einfrischen in Wasser, bezw. gegen eine dadurch möglicherweise erzeugte Veränderung der Nahrung resistenter und es müssen oft, zumal in der freien Natur draußen, noch gewisse auslösende oder beschleunigende Hilfsmomente hinzukommen, wenn die Flacherie zum Ausbruch gelangen soll; als solche habe ich angeführt verschiedene Witterungsextreme wie Kälte, andauernden Regen, Trockenheit, ferner eine massenhafte Vermehrung einer Raupenart und dadurch bedingte Schwächung dieser und der daraus sich entwickelnden Falter und der weiteren Nachkommen auf der einen, und der Nahrungspflanzen durch Kahlfraß auf der anderen Seite. Für recht viele Arten bedeutet endlich auch die Domestikation, die Zucht im Zimmer, in Kästen oder Gläsern eine ernstliche Schädigung ihrer Vitalität und damit ein disponierendes Moment zur Hinfälligkeit und Infektion.

Als ich mich seinerzeit eingehender mit den Raupenkrankheiten zu beschäftigen begann, wandte ich mich u. a. auch an den Direktor

der K. K. Seidenbaustation in Görz, Herrn Hofrat Joh. Bolle, und hoffte auch durch meine Veröffentlichung in dieser Zeitschrift eine Annäherung und rege Aussprache zwischen Lepidopterologen, Forstzoologen und Seidenbaukennern zu gegenseitigem Nutzen anzuregen, nachdem alle drei schon lange genug getrennte Wege gegangen. — Herrn Hofrat Bolle, der stets mit größtem Interesse totes und lebendes Material aus meinen verschiedenen Raupenzuchten in letzten Jahren mikroskopisch untersuchte und verglich, habe ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank zu sagen!

Sonst aber hatte meine Publikation zunächst nur eine Reaktion ausgelöst in der 1907 von Prof. Verson in Padua unter dem Titel: „Sulle cause che possono determinare la flaccidezza" gebrachten Gegenäußerung.

Verson konnte sich mit einigen meiner Ansichten nicht einverstanden erklären und war der Meinung, dass „die Entomologen jenseits der Alpen" mit der neueren italienischen Literatur dieses Gebietes und zumal über die Seidenraupe zu wenig bekannt und also auch nicht auf der Höhe der Zeit seien! Die Aufklärungen aber, die er zu geben versucht, zeigen sofort, dass er die Frage sehr einseitig vom Standpunkte des Seidenraupenzüchters behandelt und dass das Ergebnis seiner Auslassungen ein mehr negatives als positives ist. Dieser Umstand lässt es als angezeigt erscheinen, Verson's Aussetzungen hier zur Diskussion zu bringen und meine neueren Feststellungen als Gegenbelege jeweilen anzuschließen. In Betracht kommen dabei insbesondere der Durchfall (und Darmkatarrh), die Gelbsucht und die Flacherie oder Schlaffsucht.

I.

Über den Durchfall und Darmkatarrh als selbständige Krankheit und als Vorläufer der Flacherie.

Wenn Verson meint, nach Ansicht aller in der Seidenzucht Bewanderten könne die von mir als Durchfall und Darmkatarrh bezeichnete Affektion keine selbständige Krankheit sein, sondern diese Störung sei nichts anderes als eine Begleiterscheinung einer anderen, ernsten Krankheit, wie z. B. der Pebrine, so mag das für die Seidenraupen stimmen, für die Großzahl der übrigen Raupenarten stimmt dies aber nicht!

Der Grund dieses Unterschiedes dürfte sich wohl ermitteln lassen: es ist mehr als wahrscheinlich, dass er in der verschiedenen Art und Weise der Ernährung liegt, denn während die Seidenraupen täglich mehrmals die ziemlich derben und gar nicht saftreichen, von Regen und Tau sorgsam befreiten und nie ins Wasser eingestellten Blätter des Maulbeerbaumes erhalten, sind die Lepidopterophilen vielfach genötigt, je nach Raupenart, Jahreszeit und anderen Umständen oft sehr saftreiche, fleischige Futterblätter wie Löwen-

zahn, Salat, Spinat u. dgl. als Nahrung zu verwenden oder bei gewissen Raupenarten das Futter ins Wasser einzustellen, um ein baldiges Verwelken der oft nur mühsam zu beschaffenden Nahrung möglichst zu vermeiden oder doch zu verzögern. Vielfach kommt es sogar vor, dass Züchter die Blätter von Regen benetzt reichen oder sie selber bespritzen in der Annahme, dass den Raupen ab und zu ein Trunk gereicht werden müsse. Die Erfahrung hat aber gezeigt, dass gewisse Raupenarten dies einfach nicht gut ertragen. — Gar nicht selten, oft sogar mit ungeahnter Schnelligkeit, pflegt sich nun bei diesen gezüchteten Raupen ein Durchfall zu entwickeln, der aber keineswegs mit Abzehrung oder mit irgendeiner anderen Krankheit identisch und auch gar nicht infektiöser Natur ist und darum auch durch bloße Darreichung saftarmer, harter Blätter oder durch starkes Abwelkenlassen der Blätter meist rasch beseitigt werden kann. Für monophage Raupen wird in solchen Fällen die Verwendung alter, harter, in der Sonne ausgereifter Blätter, für polyphage allenfalls die Verfütterung einer anderen, von Natur aus saftarmen Blattsorte, wie z. B. Schneebeere (Standfuß) oder Nussbaum (Calmbach) u. dgl. als wirksam empfohlen und in der Regel mit Erfolg angewendet.

Um abermaligen unrichtigen Auffassungen zu begegnen, dürfte es nicht überflüssig sein, zur Illustrierung des Gesagten hier einige markante Fälle als Beispiele anzuführen:

1. Die Raupe von *Parnassius apollo* L. lebt, nachdem sie im Herbst oder an warmen Wintertagen aus dem Ei geschlüpft, vom zeitigen Frühjahr bis etwa im Juni an trockenen, sonnigen Stellen unserer Berge auf dem Eiskraut (*Sedum*). Die Pflanze besitzt im Frühling noch die Blätter vom vorigen Jahre, die nun von der Sonne gereift, gerötet und gebräunt erscheinen und ziemlich klein sind; später aber, etwa vom Mai an, treiben neue grüne Blätter aus und auch jene gebräunten vergrößern sich, zumal bei Regenwetter oft beträchtlich. Der Entomologe Arno Wagner in Waidbruck (Tirol), wo der Apollo häufig vorkommt, berichtet in der „Entomol. Zeitschr.“, Stuttgart 1907/08, dass diejenigen Apollo-Raupen, die von den neuen saftigen Blättern fressen oder mit solchen gefüttert werden, leicht Durchfall bekommen und absterben. A. Wagner sagt p. 270 „Ich habe die Erfahrung gemacht, dass diejenigen Raupen, die man noch im Mai sammelt, fast sämtlich zugrunde gehen, wiewohl man auch sonst auf einen großen Prozentsatz Verluste gefasst sein muss. Ich schiebe die Schuld auf das Futter; so lange das Sedum nicht frische Blätter getrieben hat, geht die Zucht gut; später aber, wenn es anfängt zu wuchern, bekommen die Raupen meist Durchfall.“

Der Grund dieser ganz verschiedenen Wirkung der frischen grünen und der alten gebräunten Sedumblätter ist wohl nicht schwer

herauszufinden: die neuen Blätter sind eben äußerst saftig, sehr wasserhaltig, wovon man sich überzeugen kann, wenn man ein solches Blatt durchbricht oder zerdrückt; das Saftwasser fließt direkt tropfenweise ab und namentlich an Regentagen ist die Sukkulenz eine ganz extreme, während die letztjährigen braunen Blätter zufolge ihres ausgereiften Zustandes meistens erheblich derber und verholzt erscheinen und wenig Saft aufweisen.

Was A. Wagner als Ergebnis seiner einfachen Beobachtung mitgeteilt hat, ist übrigens auch von anderen Züchtern und von mir seither wiederholt bestätigt worden.

2. Zur Bekräftigung des gedachten Zusammenhanges habe ich noch „einen ganz krassen Fall" zu verzeichnen: Vor etlichen Jahren hatte ich gelegentlich einer Apollozucht die jungen Raupen im Frühjahre auf eine schon im vorausgegangenen Herbst eingetopfte Sedumpflanze unter Musselin gebracht; sie gediehen sehr gut und wuchsen rasch. Als diese Pflanze nahezu abgeweidet war und die Raupen schon vor der letzten Häutung standen, wurden sie auf ein großes Kistchen verbracht, das ebenfalls im Herbst mit Sedum vollgepflanzt worden war. Diese Pflanzen waren etwa vom Februar an möglichst sonnig und luftig gestellt und etwa jeden zweiten Tag mit Wasser mäßig begossen worden. Bis im Mai hatten sich infolge dieser ausgiebigen Bewässerung eine Unmenge neuer Blätter gebildet, die fast durchweg grasgrün und von einer ganz ungewöhnlichen Größe (z. T. 3—4 cm lang!) und hohem Saftreichtum waren; letztjährige gerötete Blätter, die ja die Größe eines Apfelkernes meist nicht überschreiten, häufig sogar noch kleiner sind, waren fast keine mehr an dieser Pflanze zu sehen. Die Apolloraupen machten sich nun mit großer Gier über das sehr üppige Futter her; aber schon aus den ersten Bisstellen floss und tropfte das Saftwasser heraus und etwa 1—2 Stunden später bemerkte ich schon, dass die Exkremente sich zu verändern begannen; sie waren bereits heller grün, gequollen, weicher und nach weiterer Nahrungsaufnahme von einem großen Tropfen wässeriger Flüssigkeit umhüllt, die die Unterlage benetzte und verunreinigte. Das ging zunächst so weiter und die Folge davon war, dass das Körpergewicht trotz unablässigem Fressen keine Zunahme zeigte. Es dauerte auch nicht lange, so gingen einige Raupen unter diesen abnormen Verhältnissen zugrunde. Die übrigen brachte ich dadurch noch bis zum Puppen- und Falterstadium, dass ich ihnen noch beizeiten gebräunte Sediumblätter aus der Natur verschaffte.

3. Einen weiteren schlimmen Fall beobachtete ich bei Raupen von *Argynnis paphia* L. Diese wurden mit Blättern von *Viola tricolor maxima* gefüttert, die bei warmem Wetter einem Gartenbeet entnommen, in zwei große Kistchen gepflanzt und etwa zweimal wöchentlich sehr mäßig begossen worden waren. Alles verlief

glatt. Später wurde für die eine Hälfte dieser Raupen ein weiteres Quantum Pflanzen vom gleichen Standorte bezogen. Als die Pflanzen im Freien in ein Kistchen eingepflanzt waren, trat ein Platzregen ein, der die Erde im Kistchen fast unter Wasser setzte. Aus Vorsicht wartete ich noch einen Tag zu, um das überschüssige Wasser aus den Blättern und der Erde abdunsten zu lassen. Das war allerdings nicht in ausreichendem Maße möglich, und als die Raupen nun gleichwohl darauf verbracht wurden, stellte sich schon nach wenigen Stunden ein formidabler Durchfall ein. Einen Tag später floss der Darminhalt wie grünes Wasser von ihnen und sie wurden rasch kleiner. Ich griff nun, da die Kalamität bedenklich wurde, wieder zu den zuerst verwendeten und einigen unter Dach möglichst trocken gehaltenen Violapflanzen und wie mit einem Schlage sistierte der Durchfall bei den meisten Raupen und hatte keine weiteren Folgen. Nur bei den am stärksten erkrankten, die schon recht schwach geworden, ging der Durchfall nie mehr ganz zurück und führte nach und nach sogar dazu, dass eine Anzahl Raupen bei Verbreitung eines widerlich süßlichen Geruches unter den Erscheinungen der sogen. Flacherie eingingen.

Aus diesen wenigen Beispielen, die leicht noch um einige, wenn auch weniger stürmisch verlaufende, vermehrt werden könnten, geht jedenfalls hervor, dass saftreiche sowie abnorm wasserhaltige Nahrung bei den Raupen Durchfall erzeugen und sie bei längerem Andauern desselben gefährden kann.

Man könnte vielleicht einwenden, das seien ganz außergewöhnliche Fälle und man brauche sich in Anbetracht der ungünstigen Umstände, unter denen den Raupen die Nahrung geboten wurde, nicht zu wundern. Dieser Einwand wäre aber durchaus unrichtig angebracht. Die drei drastischen Beispiele führte ich deshalb an, um die Abhängigkeit des Durchfalls von der saftigen Nahrung möglichst deutlich allen jenen zu demonstrieren, die daran etwa noch zu zweifeln gewohnt waren. Zwischen derartigen extremen Fällen und dem Normalzustande kommt aber die genannte Störung in allen Abstufungen bis zu kaum bemerkbarem Grade vor entsprechend der Beschaffenheit der verwendeten Nahrung, d. h. ihrem normalen oder durch äußere Umstände abnorm gesteigerten Wassergehalte.

Es scheinen sonach sehr saftreiche, oder durch Einfrischen „verwässerte“, vielleicht auch durch Tau und Regen bloß äußerlich mit Wasser behaftete Pflanzenblätter den Verdauungsvorgang der Raupen zu stören. Infolge des Wasserüberschusses werden die Verdauungssäfte des Magens und Darmes verdünnt, wodurch sie naturgemäß ihre Wirksamkeit mehr oder weniger einbüßen. Die Nahrung wandert, wie man sich überzeugen kann, auch zu rasch durch den Darm und diese beiden Umstände machen eine hin-

reichende Ausnützung der Nahrung unmöglich und aus diesem Grunde nimmt die Raupe an Gewicht nicht zu; sie wächst nur wenig oder gar nicht mehr, so lange der Durchfall dauert. Viele Raupen magern aber dabei, wie ich bei *paphia* angegeben habe, auch noch ab, sie werden ganz auffallend kleiner und diese Erscheinung zeigt uns, dass sie nicht nur nicht assimilieren, sondern infolge des Durchfalls auch noch von ihren eigenen Körpersäften durch den Darm verlieren. Wenn also der Durchfall so stark ist oder schon so lange gedauert hat, dass er zu einem Gewichtsabfalle führt, so wäre man berechtigt, nicht mehr von einem einfachen Durchfall im gewöhnlichen Sinne des Wortes, sondern auch noch von einem wirklichen Darmkatarrh im anatomischen Sinne zu reden. Einen solchen Darmkatarrh braucht man nun aber ebensowenig wie den Durchfall für einen infektiösen zu halten, denn nicht jeder Darmkatarrh und Durchfall beruht auf Infektion, sondern es handelt sich zunächst lediglich um eine durch den hohen Wassergehalt und durch chemische Reizung des Darmes entstandene Störung, die man geradezu mit der Wirkung eines Purgans vergleichen darf.

Es muss nun hier ganz speziell hervorgehoben werden, dass der im vorigen genannte Durchfall und Darmkatarrh, der eine durchaus selbständige Krankheit und keineswegs ein bloßes Symptom einer anderen ist, bei den in der freien Natur lebenden Raupen, wie schon Standfuß in seinem Handbuch betonte, nicht vorkommt[2]). Ich selber beobachtete ihn nur einmal nach dreitägigem Regenwetter bei Raupen von *Pyrameis cardui* L, die in ziemlich großen Exemplaren im Spätherbste auf sehr üppigen niederen Disteln lebten, bei denen er aber gleich verschwand, nachdem ich sie zu Hause mit abgewelkten Blättern zu füttern begonnen hatte.

In gleicher Weise scheint er bei der Seidenraupe (*Bombyx mori* L.) nicht vorzukommen und das dürfte der Grund gewesen sein, weshalb Verson glaubte, es handle sich in meiner Darstellung um eine Verwechslung. Warum die Seidenraupe davon verschont bleibt, habe ich am Eingange dieses Abschnittes bereits angedeutet.

Dagegen ist der wirkliche Durchfall den erfahrenen Schmetterlingszüchtern von vielen domestizierten Raupenarten her als eine recht häufige Kalamität sehr wohl bekannt und von ihnen mit Recht gefürchtet. — Dass außer dieser reinen Form noch andere als bloße Begleiterscheinungen gefährlicher Krankheiten, wie z. B. der Pebrine und, wie ich mehrfach bestimmt feststellen konnte, bei der Gelb-

2) Diese Tatsache berechtigt zu der Annahme, dass schon beim reinen Durchfall, dessen Ursache der hohe Wassergehalt ist, bereits eine geringe Plasmaveränderung der von der Ernährung ausgeschalteten Blätter (der abgeschnittenen Zweige) mitspielt.

sucht oder Polyederkrankheit vorkommen, habe ich bereits in meiner ersten Abhandlung angeführt; ich habe sie aber nie für gewöhnlichen Durchfall gehalten, wie Verson voreilig angenommen hat.

Ganz verschieden von allen diesen ist jener Darmkatarrh, bei dem zwei oder mehrere Exkremente durch einen trockenen zähen Schleimfaden perlschnurförmig miteinander verbunden sind. Er ist vielfach als ein Vorläufer der Flacherie erklärt worden; da sich aber dieser Zusammenhang nicht mit Bestimmtheit ermitteln ließ und die Exkremente in vielen Fällen eine abnorme Weichheit, also vermehrten Wasser- und Schleimgehalt zeigen, so stellte ich diese Affektion in meiner ersten Arbeit vorläufig zum Darmkatarrh (p. 449). Nach mehrfachen in den letzten Jahren vorgenommenen Untersuchungen muss ich aber annehmen, dass dieses sehr eigenartige Darmleiden eine ernstere Verdauungsstörung bedeutet, die mit der Gelbsucht oder Polyederkrankheit in irgendwelcher Beziehung steht, denn bei vielen in der genannten Weise kränkelnden Raupen vermochte ich bald in geringerer bald in größerer Zahl polyedrische Körperchen nachzuweisen und es ist damit mehr als wahrscheinlich gemacht, dass die kettenförmig verbundenen Exkremente ein Initialsymptom der Polyederkrankheit sind.

II.

Über die Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit.

Diese beiden Krankheiten mögen in diesem II. und im IV. Abschnitte miteinander besprochen werden, da engste Beziehungen zwischen ihren Symptomen und Ursachen bei den meisten Raupenarten bestehen und es sich um die Deutung und Abgrenzung dieser Krankheiten handelt.

1. Die polyedrischen Körperchen als Unterscheidungsmerkmal dieser Krankheiten.

Zur Zeit der Niederschrift meines ersten Aufsatzes über Raupenkrankheiten (1906) unterschied man bei den Lepidopterologen außer dem Durchfall bloß noch drei Raupenkrankheiten: die Muscardine, die Pebrine und die Flacherie. Dies ergibt sich z. B. auch aus der II. Auflage des Standfuß'schen Handbuches; von der Gelb- oder Fettsucht (Grasserie) und den bei ihr auftretenden polyedrischen Körperchen ist bei Standfuß mit keinem Worte die Rede. Diese Krankheit, die man in der Seidenraupenzucht schon lange kannte, war ihm als solche offenbar unbekannt und er fasste alle entsprechenden Krankheitsfälle ebenfalls als Flacherie auf, bemerkte aber dazu, dass Flacherie wahrscheinlich nur ein Kollektivname für mehrere in ihrem Wesen verschiedene, aber äußerlich höchst ähnlich oder gleich aussehende Krankheiten sei.

Mit den polyedrischen Körperchen, die ein ständiges Symptom der Gelbsucht zu sein scheinen, war ich zwar selber bereits 1894 durch Herrn Gold in Trautenau bekannt geworden, der flacheriekranke Raupen und Puppen von *Vanessa io* L. von mir erbeten und mikroskopisch untersucht hatte. Da ich aber weiter in der mir zugänglichen lepidopterologischen Literatur wie auch im Standfuß'schen Handbuche gar nichts über diese Gebilde und über die Gelbsucht erwähnt fand, schenkte ich der Gold'schen Mitteilung zunächst keine weitere Aufmerksamkeit, bis ich zufällig durch einen Bücherkatalog mit der eingehenden Arbeit Joh. Bolles: „Die Gelb- oder Fettsucht der Seidenraupe eine parasitäre Krankheit" als Anhang zu der Schrift: „Der Seidenbau in Japan" 1898, bekannt wurde und beim Durchlesen derselben Verdacht schöpfte, dass viele der von den Lepidopterologen als Flacherie aufgefassten Krankheitsfälle wahrscheinlich nichts anderes als Gelbsucht sein könnten. Meine vorgenommenen Untersuchungen bestätigten in der Tat den Verdacht, weshalb ich alsdann in meiner ersten, schon genannten Arbeit von 1906 zum erstenmal in der lepidopterologischen Literatur die Gelbsucht als eine selbständige Seuche von der Flacherie abtrennte, wie es die Seidenbaukenner schon längst getan und ihr Symptomenbild sowie den Erreger (*Microsporidium polyedricum* Bolle) den Schmetterlingszüchtern ebenso bekannt zu machen versuchte, wie die mühevolle und gediegene Arbeit J. Bolle's, die unter ihnen noch keine gebührende Berücksichtigung gefunden zu haben schien.

Als mein Manuskript Mitte April 1906 bereits an die Redaktion dieser Zeitschrift eingesandt war, fand ich bald nachher, besonders aber im Sommer und Herbst 1906 bei der Aufzucht von etwa 1500 Raupen verschiedener Arten Veranlassung und Gelegenheit, meine Aufmerksamkeit ganz besonders auf die Gelbsucht zu richten und bei eigenem sowie von anderen Züchtern erhaltenem Material eingehender nach den polyedrischen Körperchen zu fahnden. Wenn ich sie dabei auch in einer auffallend großen Zahl sogen. Flacheriefälle nachzuweisen vermochte, so möchte ich doch bemerken, dass sie sich je nach Individuen und Art in sehr wechselnder Menge bei anscheinend gleichem Krankheitsstadium oder -grade vorfanden. Mithin hätten alle diese Fälle auf das genannte Symptom hin von der Flacherie abgetrennt und zur Gelb- oder Fettsucht (Grasserie) gestellt werden müssen.

Zu einer solchen Trennung konnte ich mich aber damals doch noch nicht entschließen und zwar aus folgenden Gründen:

Erstens entsprach das Krankheitsbild in vielen Fällen, ganz besonders bei den sehr lebhaften und schnellebenden Vanessiden durchaus nicht dem der Gelbsucht, sondern ganz dem der Flacherie und zeigte überhaupt je nach Art und sogar Individuum oft genug

erhebliche Verschiedenheit, obwohl bei allen die Polyeder nachgewiesen werden konnten und es sich also um die gleiche Krankheit handelte.

Zweitens ergaben einige Fälle so wenige Polyeder, selbst nach erfolgtem Tode, dass ich ab und zu Zweifel hegte, ob die Raupen wirklich infolge derselben oder aber an echter Flacherie (die keine Polyeder aufweist) erkrankt und zugrunde gegangen seien.

Drittens passt der Name Gelbsucht durchaus nicht für alle Raupenarten und selbst bei den Seidenraupen nur für eine bestimmte Rasse, nämlich die gelbspinnende, weil das Blut der kranken Raupe alsdann eine gelbe Färbung annimmt; daher der Name.

Viertens eignet sich auch die Bezeichnung Fettsucht (Grasserie) nur für das Stadium der krankhaften Auftreibung, soferne man den Namen von dem fast fettglänzenden Aussehen der stark gedehnten Haut herleiten will. Aber die Auftreibung ist mitunter nur schwach ausgesprochen oder kann sogar fehlen. Außerdem hat Verson darauf hingewiesen, dass der Name davon herstamme, dass in früheren Zeiten die polyedrischen Körperchen bei mikroskopischer Betrachtung infolge ihrer starken Lichtbrechung für runde Fetttröpfchen gehalten wurden, bis Verson 1871 die eckige Kristallform nachwies. Der Name Fettsucht verdankt also seinen Ursprung bloß einer schon vor mehr als 40 Jahren nachgewiesenen optischen Täuschung und ist schon aus diesem Grunde wenig berechtigt.

Fünftens musste es als unzweckmäßig und wenig Erfolg versprechend erscheinen, der Bezeichnung „Flacherie“ Gewalt anzutun, weil die Raupenzüchter alle diese mit Erschlaffung verlaufenden Fälle nach dem sehr auffallenden äußeren Symptome als Flacherie (Schlaffsucht) zu bezeichnen pflegen. Überhaupt muss ich hier auf die eigentliche Bedeutung des Ausdruckes „Flacherie“ ganz besonders hinweisen, da sie selbst heute noch nicht ausreichend beachtet wird, obschon ich in den letzten Jahren wiederholt darauf aufmerksam gemacht habe. Wenn nämlich von Flacherie gesprochen wird, so muss man wohl beachten, dass dieser Name nur eine rein symptomatische Bezeichnung ist und keinesfalls eine kausale! Darum ist der Name Flacherie auch ganz zutreffend mit dem Worte Schlaffsucht (nicht Schlafsucht!) ins Deutsche übertragen worden.

Das Symptom der Erschlaffung ist aber nicht bloß der echten Flacherie eigen, sondern tritt in ganz besonders markanter Form als fast plötzliches und gänzliches Erschlaffen auch bei der Polyederkrankheit der meisten gezüchteten Raupenarten auf. Mit gleichem Rechte kann man daher alle diese Fälle, die mit Erschlaffung verlaufen oder enden, als Schlaffsucht oder Flacherie bezeichnen und nicht umsonst haben bisher Forstzoologen und Lepidopterologen ganz allgemein diese Bezeichnung verwendet. Es verhält sich hier wie

bei gewissen Krankheiten des Menschen; früher sprach man z. B. einfach von Diphtherie und verstand darunter alles, was mit der Bildung fibrinöser Häute auf den Mandeln und in Wunden (Wunddiphtherie) verlief. Heute ist zwar festgestellt, dass dieses Krankheitsbild von verschiedenen Mikroorganismen erzeugt werden kann, gleichwohl spricht man aber vielfach noch immer von Diphtherie gemäß dem sehr charakteristischen Symptome der Häutebildung und unterscheidet dann bloß zwischen echter oder Löffler'scher Diphtherie, Pseudodiphtherie, Streptokokken-, Scharlach-Diphtherie etc.

Das waren die Gründe, welche mich damals veranlassten, vorläufig auch jene Fälle, die Polyeder aufwiesen, weiter unter der „Flacherie" zu belassen und nur insofern eine gewisse Unterscheidung zu machen, als ich in dem für die Entomol. Zeitschr., Guben (1. III. 1907) bestimmten Autoreferate zwei Formen von Flacherie unterschied, nämlich die durch die polyedrischen Körperchen, die J. Bolle als Sporozoen auffasste, hervorgerufene Form, die ich daher als Sporozoenflacherie benannte und die eigentliche oder Bakterienflacherie, bei der man Polyeder nicht findet und Bakterien als Erreger annimmt, oder doch nachgewiesen zu haben glaubt.

Nachdem seit 1907 B. Wahl nachgewiesen hat, dass bei der Nonnenraupe die bisher als Flacherie oder Wipfelkrankheit bezeichnete Seuche ausnahmslos mit der Anwesenheit von Polyedern verbunden ist, wäre es wohl noch richtiger, seinem Vorschlage zu folgen und sämtliche Fälle, bei denen Polyeder gefunden werden, mit dem von ihm vorgeschlagenen und zutreffend gewählten Namen „Polyederkrankheit" zu bezeichnen. Freilich muss man dann auch die Namen Gelb- und Fettsucht aufgeben und in gleicher Weise als Polyederkrankheit bezeichnen, weil bei ihr ebenfalls stets Polyeder vorhanden sind.

Ein kleiner Nachteil liegt in der Wahl'schen Bezeichnung bloß insofern, als die beiden Hälften dieses Wortes zwei sehr verschiedenen Sprachen entnommen sind; für den Fall, dass eine einheitlichere und internationale, kurze Bezeichnung wünschenswert erscheinen sollte, möchte ich den Namen Polyedrosis vorschlagen.

Bald nach Erscheinen meines oben genannten Autoreferates erhielt ich am 28. April 1907 die Verson'sche Kritik von der Seidenbaustation in Padua zugesandt, die uns in den folgenden Abschnitten noch weiter beschäftigen wird.

2. Der spezifische Geruch als Vorläufer der Polyederkrankheit und Flacherie.

In meiner Abhandlung von 1906 (p. 454) führte ich einen von mir 1903 entdeckten spezifischen Geruch als **Frühsymptom**

der Flacherie an. Es erschien mir das Auftreten dieses Geruches nicht nur sehr merkwürdig, sondern auch sehr wichtig für die Raupenzüchter als Warnungszeichen vor der drohenden Erkrankung und er hatte mich außerdem nicht nur auf seinen eigenen Ursprung, sondern auch auf eine der wichtigsten Ursachen der Flacheriekrankheiten bei den von Schmetterlingszüchtern gehaltenen Raupen geführt. — Verson hält nun diesen Geruch nicht nur für eine ganz gleichgültige Sache, sondern sogar für eine Täuschung, indem er meint, es handle sich dabei um den Geruch abgewelkter Futterblätter oder „ähnliche undefinierbare Gerüche"! Es ist nun aber nichts voreiliger und verkehrter als diese Behauptung Verson's, denn jener der Krankheit vorausgehende, oder doch gleich bei ihrem ersten, äußerlich sonst durch nichts erkennbaren Anfange auftretende Geruch, der, wie ich in meinem Autoreferate (Entomol. Zeitschr., Guben 1907, p. 10) schon anführte, mit dem Geruche der Fliederblüten die größte Ähnlichkeit hat, unterscheidet sich ganz bestimmt von allen anderen, wie ich zur Genüge schon früher und in letzten Jahren feststellen konnte. Wer sich die Mühe nimmt, ihn unterscheiden zu lernen, wird fernerhin keinen Augenblick mehr im unklaren darüber sein, ob er diesen spezifischen Geruch oder denjenigen welker Blätter oder anderer Bestandteile vor sich hat. Selbst Laien, die ich nur einmal, aber bestimmt auf den Unterschied gegen den Blättergeruch und auf die frappante Ähnlichkeit mit dem Dufte der Fliederblüten aufmerksam machte, fanden ihn derart eigentümlich, dass sie ihn in späteren Fällen sofort von dem Blättergeruche zu unterscheiden und genau zu erkennen vermochten. Um etwas „Undefinierbares" im Sinne Verson's kann es sich also gar nicht handeln.

Übrigens ist mir auch von anderer, kompetenter Seite die Bestätigung zugegangen, dass dieser Geruch tatsächlich ein pathologisches und zwar prodromales Zeichen oder Frühsymptom sei, und ganz neulich schreibt Herr Direktor J. Bolle, der polyederkranke Raupen von mir zur Beobachtung erhalten hatte, in seinem Jahresberichte der K. K. Versuchsstation in Görz (1912), p. 14 wie folgt: „Eigentümlich ist es, dass die Krankheit bei diesen Raupen durch einen charakteristischen, an Holunderblüten erinnernden Geruch schon von weitem sich bemerkbar macht, so dass Dr. Fischer gerade durch den Geruch auf das Vorhandensein der kranken Raupen aufmerksam gemacht wurde."

Dass der Geruch ein für die Flacherie (und Polyederkrankheit) ganz spezifischer ist und von den Raupen selber ausgeht, auf keinen Fall aber mit welkenden oder dürren oder „verdorbenen" Blättern der Nahrung in Zusammenhang steht, wie im Anschlusse an Verson auch schon von Forschern „diesseits der Alpen" behauptet werden wollte, zeigt schon die Tatsache, dass er stets der näm-

liche ist, gleichgültig um welche Raupen- und um welche als Nahrung verwendete Pflanzenart (ob Ulme, Weide, Pappel, Distel, Veilchen, Nessel u. s. w.) es sich handelt und dass er auch von den im Freien, auf lebenden Pflanzen erkrankten Raupen ausströmt. Folgender sehr instruktiver Fall ist wohl u. a. der Erwähnung wert: Bei einem Gange über eine weite Grasfläche führte mich vor Jahren zu Ende Juni der Weg an einigen nicht weit voneinander stehenden Weidenbüschen vorbei, die ich indessen nicht näher beachtete. Ich mochte schon etwa 20 Schritte von ihnen wieder entfernt sein, als ich einen schwachen, aber ganz bestimmten Fliedergeruch bemerkte; ich sagte mir sogleich, dass da offenbar an den Weiden kranke *antiopa*- oder *polychloros*-Raupen sein müssten, ging zurück und suchte überall, fand aber nichts, auch keine entblätterten Zweige als Anzeichen von Raupenfraß. Schon hatte ich mich enttäuscht wieder ziemlich weit entfernt, als mich mein „Kausalitätsbedürfnis" wieder zurücktrieb mit der festen Überzeugung, dass an jenen Weiden unbedingt flacheriekranke Raupen vorhanden sein müssten, denn der Geruch war absolut charakteristisch! Nach nochmaligem langem Suchen entdeckte ich dann wirklich tief unten und ganz im Innern eines Busches ein kleines Nest erwachsener *antiopa*-Raupen, die sofort durch ihr träges Verhalten und den intensiv ausströmenden Geruch auffielen. Da ich kein Gefäß bei mir hatte, holte ich die Raupen erst am nächsten Tage. Die mikroskopische Untersuchung ergab nun, dass sie Polyeder im Blute enthielten; viele starben nach etwa 6 Tagen, trotzdem sie zunächst weiter gefressen hatten, einige gingen erst im Puppenstadium zugrunde und nur wenige ergaben Falter.

Auch durch Isolierung verdächtiger Raupen habe ich wiederholt bestimmen können, dass der gedachte Geruch nicht von Pflanzenteilen irgendwelcher Art stammt, sondern von der Haut der Raupen herkommt; und dass er weiter ein Vorbote der Flacherie im weitesten Sinne ist, ergibt sich schlagend daraus, dass ich bei seinem ersten Auftreten, wo er vielleicht nur für ein geübtes Geruchsorgan wahrnehmbar ist, bei eigenen sowohl wie auch bei fremden Zuchten ausnahmslos und mit Sicherheit die kommende Krankheit um 1—3 Wochen voraussagen konnte, zur nicht geringen nachträglichen Verwunderung der Züchter, die anfänglich darüber spotteten, bis sie mir dann die Trauerkunde brachten, dass nun leider doch die Seuche gekommen sei und ihnen die schöne Zucht fast ganz vernichtet habe. —

Wenn nun Verson noch hinzufügt, dass der Nachweis dieses Geruches keine Neuigkeit sei, weil schon von alters her die Seidenzüchter beim Betreten der Zuchtanstalten die Luft durch die Nase zu ziehen pflegten, um allfällige verdächtige Düfte festzustellen, so hat diese summarische Prüfung mit dem von mir nachgewiesenen

Geruche wohl sehr wenig zu tun; vielmehr dürfte es sich bei den Seidenzüchtern um den Nachweis schlechter Gerüche, dumpfer Luft, die bei geringer Ventilation sehr bald von abgestandenen Futterresten, Raupenkot u. dgl., oder von schon völlig erkrankten Raupen erzeugt werden, also um ein Gemisch von sogen. „Stallgerüchen" gehandelt haben, wie sie den Schmetterlingszüchtern, die viele Arten nicht nur in luftigen Gazekästen, sondern auch in dunkeln Holzkästen, Blech- und Glasgefäßen (Einmachgläsern) zu züchten genötigt sind, nur allzu bekannt sind und mit dem durchaus angenehm aromatischen, der Flacherie vorausgehenden Dufte in keiner Weise etwas zu tun haben!

Dass Verson sich so sehr aufhält an meiner Mitteilung, rührt wohl daher, dass ihm dieser Geruch gar nicht bekannt ist, weil er bei der Seidenraupe (*Bombyx mori* L.) anscheinend überhaupt nicht auftritt weder bei der Gelb- noch bei der Schlaffsucht. Es gibt gewisse Arten, bei denen er sich wahrscheinlich nicht zeigt, während er im Gegensatze hierzu namentlich bei Tagfalterraupen, aber auch bei solchen von Abend- und vielen Nachtfaltern sehr leicht und frühzeitig sich bildet. Vereinzelte Ausnahmen mögen auch bei diesen vorkommen; man darf nicht sagen, dass er unbedingt vor jeder Flacherie und Polyederkrankheit auftritt, aber er tritt mit großer Regelmäßigkeit auf und wo er vorhanden ist, ist er ein absolut sicheres Signal eines labilen Gesundheitszustandes und der nahenden Krankheit und in diesem Sinne sollte er von den Züchtern wohl beachtet werden, weil es dann noch früh genug und bei einigermaßen günstiger Witterung auch möglich ist, durch entsprechende Maßnahmen dem drohenden Verluste zu begegnen.

3. Unterschiede im Verlaufe der Flacheriekrankheiten.

Es ist keineswegs verwunderlich, sondern vielmehr naturgemäß, wenn nicht bloß bei den unter 1 und 2 genannten Symptomen, sondern auch im Verlaufe, d. h. im Tempo des Krankheitsprozesses je nach Gattung und Art und sogar Individuum derselben Art und Zucht Verschiedenheiten sich zeigen. Und das gilt nicht etwa nur für die Polyederkrankheit, sondern ebenso von der echten Flacherie. Wenn ich p. 451/52 Fälle erwähnte, die sehr rapid zum Tode führten, so war ich nicht der Meinung, dass die betreffenden Raupen kurz vorher noch ganz gesund gewesen und erst etwa eine halbe Stunde vor dem Tode infiziert worden wären. Es geht dies schon daraus hervor, dass ich dort von der „anscheinend" noch vollen Gesundheit sprach, womit ich andeuten wollte, dass zwar, nach rein äußeren Erscheinungen zu urteilen, die Raupen gesund aussahen (zumal sie auch noch emsig fraßen), dass dies aber nur Schein und Trug gewesen sein dürfte. Diese Auffassung zeigt sich noch deutlicher in der p. 459 getanen Äuße-

rung, dass „die meist sehr vollsaftig erscheinenden, in Wirklichkeit aber schon z. T. zersetzten Raupen ein Ende mit Schrecken nahmen."

Dass übrigens etwa ausnahmslos jede von der Polyederkrankheit oder gar von der echten Flacherie befallene Raupe schon mehrere Tage vor dem Tode eine auffallende Unruhe und namentlich eine Unlust zum Fressen zeige, wie Verson behauptet, mag bei der Seidenraupe, die ja ohnehin die Personifikation der Trägheit darstellt, zutreffen, bei den äußerst lebhaften Tagfalterraupen, zumal Vanessiden, ist dies aber keineswegs immer der Fall[3]).

Tatsächlich sah ich mit eigenen Augen, z. B. Raupen von *Vanessa antiopa* L., *Pyrameis cardui* L. und *Argynnis*-Arten unablässig hastig fressen, dann plötzlich das Fressen einstellen und schon nach einer halben Stunde unter Brechdurchfall oder auch nur unter geringem einmaligem Erbrechen vollständig verenden; nicht nur bei der Flacherie, sondern auch bei der Polyederkrankheit habe ich dies bestimmt und wiederholt beobachtet; und namentlich bei dieser letzteren Krankheit kommen, wie ich schon 1906 ausdrücklich betonte, sowohl chronisch als auch akut und sogar perakut verlaufende Fälle vor. Merkwürdig und überraschend ist dabei nur, dass solche Raupen bis knapp vor dem Tode noch über alle Bewegungsfähigkeiten verfügen, dass also der motorische Apparat (Nerven und Muskeln) so lange zu funktionieren vermag, während die übrigen Gewebe wohl schon zerstört und zerfallen sind. Wir kennen aber etwas durchaus Ähnliches bei jenem Parasitismus, bei dem z. B. Tagfalterraupen von einer großen Fliegenlarve vollständig ausgefressen sind, aber mitunter doch noch zu gehen vermögen, bis der Schmarotzer sich durch die Haut nach außen durchfrisst.

Ein verschiedener Verlauf (chronischer und akuter) ist u. a. neulich auch von B. Wahl und insbesondere von Escherich für die Polyeder- oder Wipfelkrankheit der Nonnenraupe betont worden.

III.

Über die Natur der Polyeder.

Einen weiteren Einwand erhebt Verson wegen meiner Auffassung der polyedrischen Körperchen oder der Polyeder, wie B. Wahl sie kurzweg nennt, jener bereits erwähnten, sehr sonderbaren Gebilde, die gerade in der neuesten Zeit der Gegenstand eifriger Untersuchungen und interessanter Kontroversen geworden

3) Die Raupen des Seidenspinners sind so erstaunlich träge oder sesshaft, dass man sie ohne Bedenken ganz offen, z. B. auf einem Teller züchten darf, ohne dass je eine davonläuft. Bei unseren einheimischen Raupenarten würde man ein solches Verfahren wohl niemals anwenden dürfen.

sind und die ich in meiner ersten Arbeit auf Grund der Bolle'schen Spezialabhandlung als Lebewesen und zwar als die Erreger der Gelbsucht auffasste, für welche sie Bolle bereits 1894 erklärt und darum als *Microsporidium polyedricum* Bolle benannt hatte. Verson fasst diese Polyeder, die bei der Gelbsucht immer (und oft genug sogar in Unmasse) im Blute und in den Gewebszellen, zumal kurz vor dem Tode, vorhanden sind, gar nicht als die Krankheitserreger auf; er witzelt im Gegenteil über diese Auffassung und betont mit Nachdruck, dass er als Erster bereits 1871 die Kristallnatur der Gelbsuchtkörperchen, die man vorher für Fettröpfchen hielt, richtig erkannt habe und dass durch die Untersuchungen Panebiancos (1895) unwiderruflich festgestellt worden sei, dass diese Körperchen gar keine Lebewesen, sondern weiter nichts als leblose Kristalle seien. In der Folgezeit teilten fast alle Forscher, welche sich mit mikroskopischen Untersuchungen der Seiden- und Nonnenraupen beschäftigten, die Verson'sche Ansicht. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass E. Hoffmann die Polyeder öfters beobachtete, sie aber für Kristalle hielt, denn er spricht oft von dem massenhaften Vorkommen von Oxalatkristallen, erwähnt aber nichts von polyedrischen Körperchen und doch musste er solche ziemlich sicher in den kranken Nonnenraupen in Anzahl angetroffen haben, da sie nach B. Wahl's Feststellungen bei der sogen. Flacherie der Nonnenraupe stets vorhanden sind[4]). Auch Wachtl und Kornauth in Wien fassten in ihren Veröffentlichungen über eingehende Studien an kranken Nonnenraupen (1893) die Polyeder als bloße Degenerationsprodukte auf, erklärten aber dieselben als ein sehr wertvolles Zeichen für die Frühdiagnose der Wipfelkrankheit.

Trotz dieser weitgehenden Ablehnung der Bolle'schen Auffassung der Polyeder als Lebewesen, speziell als Sporozoen, und damit als die wirklichen Erreger der Gelbsucht, die Bolle damit als eine parasitäre Krankheit erklärt hatte, habe ich mich 1905 seiner Ansicht doch angeschlossen. 2 Jahre später erschien eine Schrift von Bruno Wahl, der sich eingehend mit der Wipfelkrankheit der Nonnenraupe befasste und in den folgenden Jahren noch drei weitere Berichte folgen ließ. Wahl hat ausgedehnte Beobachtungen in den böhmischen Wäldern angestellt, wobei er die „Wipfelkrankheit" der Nonne als eine der Gelbsucht des Seidenspinners entsprechende Seuche erkannte, weil er bei ersterer stets die Polyeder fand. Er schlug daher vor, die Wipfelkrankheit von der sogen. Flacherie, zu der sie bisher allgemein gerechnet wurde,

4) Bis zum Jahre 1913 konnte ich etwa bei 20 verschiedenen Raupenarten die Polyeder auffinden. Mehrere Fälle wurden durch Herrn Direktor Bolle kontrolliert, nach dessen Angaben sie im Blute und in den Gewebezellen, dagegen nicht im Darm und in den Exkrementen vorkommen. Der Kot könnte sonach nicht infektiös sein!

gänzlich abzutrennen und als Polyederkrankheit zu bezeichnen[5]). Über die Natur der Polyeder spricht sich Wahl nicht bestimmt aus, neigt aber zu der von Wachtl und Kornauth vertretenen Annahme, dass sie Reaktionsprodukte der kranken Körperzellen seien. Diese Auffassung schien nun durch eine neue Untersuchungsmethode, die der bekannte Protozoenforscher Prowazek in Hamburg (1907) anwandte, eine ungeahnt schnelle Bestätigung zu erhalten. Prowazek filtrierte polyederhaltiges Raupenblut mehrmals nach neuesten Methoden und impfte mit der durchgegangenen Blutflüssigkeit, worin keine Polyeder mehr zu entdecken waren, gesunde Raupen, und trotzdem gelang die Übertragung der Krankheit. Mithin schien erwiesen, dass die Polyeder nicht die Krankheitserreger sein können und bloß Reaktionsprodukte der Körperzellen sind. Es musste also im Filtrate der Ansteckungkeim enthalten sein und durch äußerste Kleinheit sich auszeichnen. Prowazek entdeckte denn auch darin ein allerwinziges Gebilde, das er zu den Chlamydozoen (d. h. Manteltierchen) stellte und als *Chlamydozoon bombycis* benannte (Arch. f. Protistenkunde 1907, X. Bd., p. 358—364 u. Handb. der pathogenen Protozoen 1911, p. 156—161).

K. Escherich in Tharandt sah sich veranlasst, die Prowazek'schen Filtrationsversuche ebenfalls anzustellen resp. unter den größten Vorsichtsmaßregeln nachzuprüfen, kam aber dabei zu einem entgegengesetzten Ergebnisse, indem sämtliche Impfungen mit dem Filtrate, das keine Polyeder enthielt, gar keine Polyederkrankheit zu erzeugen vermochten, während bei den mit unfiltriertem Material geimpften Kontrolltieren alsbald die Polyederkrankheit sich zu entwickeln begann[6]). Escherich nimmt dabei an, dass die von Prowazek im Filtrate gesehenen winzigen Körperchen ungefährliche Gebilde seien, während hingegen die Polyeder höchstwahrscheinlich die Erreger der Polyederkrankheit (der Gelbsucht und Wipfelkrankheit) seien. Immerhin hält Escherich eine nochmalige Prüfung für angezeigt, um die erlangte hohe Wahrscheinlichkeit zur Gewissheit erheben zu können. Sollten sich Escherich's Resultate als richtig herausstellen, woran fast nicht mehr zu zweifeln ist, so wären wir durch sie also wieder zu Bolle's Auffassung zurückgeführt, der ebenfalls keine Polyederkrankheit durch Stichimpfung zu erzeugen vermochte, wenn er die Polyeder aus dem Impfstoffe entweder entfernte oder zerdrückte oder sonstwie lädierte! —

5) S. Bengtsson hat bereits 1902 die Wipfelkrankheit der Nonne und die Schlaffsucht, sowie ihre Erreger als nicht identisch erklärt.

6) K. Escherich und Miyajima: „Studien über Wipfelkrankheit der Nonne." Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft, 1911, Heft 9.

Jedenfalls weisen die durch Bolle und Escherich vermittels Kontrollversuchen gemachten Erhebungen mit dem höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass es sich in den Polyedern weit eher um Lebewesen und um die wirklichen Erreger der Polyederkrankheit als um bloße Kristalle o. dgl. leblose Gebilde handelt.

Diese Auffassung wird übrigens noch wirksam gestützt durch einen von Direktor Bolle schon bei Seidenraupen, besonders aber an einem aus meinen Argynniszuchten 1913 stammenden und von ihm untersuchten Material erhaltenen Aufschluss über gegenseitige Ausschließung der Flacherie und Polyederkrankheit, auf welche Erscheinung ich im folgenden Abschnitte zurückkomme.

IV.

Über die Ursachen der Flacherie und Polyederkrankheit.

Es gibt ohne Zweifel verschiedene solcher Ursachen. Als eine der häufigsten Grundursachen der sogen. Flacherie hatte ich seinerzeit eine Minderwertigkeit oder Verderbnis, d. h. eine innere Zersetzung der Raupennahrung und eine dadurch erzeugte Disposition (Schädigung und Schwächung) der Raupen für infektiöse Erkrankungen angenommen und durch Versuche festgestellt, dass jene Verderbnis ganz besonders von der bei den Lepidopterophilen eingewurzelten Gewohnheit herrühre, die Futterzweige in Wasser einzustellen, um ein baldiges Verwelken zu verhindern und nur etwa alle 3—4 Tage, oft noch seltener frisches Futter besorgen zu müssen. —

Verson gibt nun zwar zu, dass ich den die Flacherie hervorrufenden Ursachen mit Recht eine größere Bedeutung beilege, als der plötzlichen Wirkung spezifischer Bakterien, doch bestreitet er entschieden, dass irgendwelche Minderwertigkeit der Nahrung die Krankheit in nennenswertem Maße hervorzurufen vermöchte.

Seine eigenen und fremde Untersuchungen führten Verson zu der Erkenntnis, dass sich nicht viel anderes aussagen lasse, als dass z. B. beim Seidenspinner eine je nach der Rasse verschiedene Prädisposition bestehe, zu der dann allerlei Gelegenheitsursachen noch hinzukommen können, die zusammen mit jener den Ausbruch der Flacherie veranlassen. Verson führt zur Bekräftigung seiner Ansicht eine lange Reihe in- und ausländischer Forscher an, die mit dem Mikroskop nach dem Erreger der Flacherie suchten, ohne indessen zu einem definitiven Ergebnis gelangen zu können, da sehr verschiedene Bakterienarten im Magen, Darm und Blute gefunden wurden [7]); schließlich seien mit Recht Zweifel darüber

7) Was Verson zum Vergleiche über die Tuberkulose sagt, ist durchaus unzutreffend, wie schon die spezifische Reaktion und die Erfahrung beweisen.

aufgetaucht, ob man es bei der Flacherie wirklich mit einer Infektionskrankheit zu tun habe, und Verson führt dazu an, dass gar nicht selten Seidenspinnerraupen an Flacherie zugrunde gehen, in denen man keine Bakterien finden könne und dass ferner Seidenspinnerraupen verschiedener Herkunft und Rasse, die man zusammensperrte und denen man gleichmäßig mit Bakterien künstlich verunreinigte Blätter reichte, sich in der Folge verschieden verhielten, indem die einen rasch, andere erst spät erkrankten und starben, während ein weiterer Teil gar nicht erkrankte.

Diese Tatsachen, an denen ich nicht zweifle, bedeuten aber nichts Neues und beweisen noch nicht die Richtigkeit der von Verson gegebenen Auslegung, sonst müsste man eher erwarten, dass bei ein und derselben Rasse entweder alle oder keine Individuen erkrankten.

Dass die verschiedenen Arten und Rassen eine verschiedene Empfänglichkeit zeigen, ist nicht verwunderlich für jeden, der nicht extremer Infektionist ist und wurde von mir selber in meiner früheren Arbeit noch ganz besonders hervorgehoben und sogar experimentell dargetan. In dieser artlichen Verschiedenheit lag ja gerade der Grund, dass die *polychloros*- und *xanthomelas*-Raupen den Geruch derart auffallend zeigten, dass ich ihn als einen krankhaften erkannte, während es bei anderen Arten schwächer und später auftritt oder sogar fehlen kann.

Es hieße nun aber auf jedwede Forschung und weitere Erkenntnis Verzicht leisten, wollte man mit Verson auf die nach ihrer Herkunft ziemlich dunkle und menschlicher Beeinflussung leider unzugängliche Prädisposition der Art und Rasse so sehr pochen, dagegen den Gelegenheitsursachen, wie er sie nennt, eine so untergeordnete, fast nichts sagende Bedeutung beilegen. Es erweckt gerade den Eindruck, als ob Verson durch die von ihm so sehr in den Vordergrund gestellte Prädisposition die oft genug vorkommenden Misserfolge der Seidenraupenzüchter zu erklären und zu entschuldigen versuche. Mit dieser Prädisposition darf man aber nicht in einem derartigen Umfange fast alles Missgeschick erklären wollen! Der Standpunkt Verson's ist geradezu ein fatalistischer und es wäre m. E. ein schlechter Trost für die große Zahl der Schmetterlingszüchter, die heutzutage mit meist sehr kostspieligem Raupenmaterial sich befassen. Wenn wir doch die Prädisposition nicht abändern und nicht vermindern können, weil sie als Rassen- und Arteigenschaft etwas Gegebenes ist, so bin ich der Meinung, dass die Züchter um so mehr ihre ganze Aufmerksamkeit den sogen. Gelegenheits-Ursachen zuwenden sollen.

In ähnlichem Sinne wie Verson äußert sich B. Wahl und meint, dass meine Ansicht auf die Nonnenraupe keine Anwendung

finden könne, da die Krankheit der Nonne keine Flacherie, sondern eine Polyederkrankheit sei und Wahl geht sogar so weit, die Notwendigkeit einer Disposition für das Zustandekommen der Polyederkrankheit ernstlich zu bezweifeln! (vgl. Wahl's Bericht: „Über die Polyederkrankheit der Nonne"; Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 1910, p. 14 u. 29). B. Wahl nimmt also offenbar bei der Nonnenraupe eine Artdisposition an, denn eine solche muss vorhanden sein, sonst könnte die Polyederkrankheit bei der Nonnenraupe überhaupt nicht vorkommen; er meint aber, dass diese Artdisposition vollkommen genüge und dass eine Disposition einzelner Individuen (Individualdisposition) oder ganzer Gesellschaften von Nonnenraupen-Individuen gar nicht nötig sei. Nach Wahl's Auffassung müsste man also sagen: Wenn die Erreger, und wenn es deren auch noch so wenige sind, in den Darm, ins Blut oder in die Gewebe der Nonnenraupe hineingelangen, so kommt auch die Krankheit zustande. Das ist aber doch sehr fraglich; denn manche alte Beobachtung und neue Untersuchung spricht nicht gerade dafür, unabhängig davon, ob man die Polyeder als die Erreger oder mit Wahl eher als bloße Reaktionsprodukte auffassen will. —

Was den zuerst genannten Wahl'schen Satz betrifft, dass meine experimentellen Resultate auf die Nonnenraupen keine Anwendung finden könnten, weil die Krankheit der Nonne keine Flacherie, sondern eine Polyederkrankheit sei, so kann ich demgegenüber anführen, dass erstens etliche jener von mir künstlich provozierten Fälle, die ich in meiner ersten Abhandlung noch zur Flacherie stellte, sehr wahrscheinlich Polyederkrankheiten waren, wie die einlässliche mikroskopische Kontrolle ganz gleicher Fälle, sowie einiger aus jenen früheren Zuchten stammenden, in Formolin konservierten Raupenleichen ergeben hat und dass ich zweitens in letzten Jahren wiederholt durch in Wasser eingestelltes Futter die wirkliche Polyederkrankheit sogar ziemlich leicht und regelmäßig hervorzurufen vermochte, wie ich bereits in meinem Autoreferate in der Gubener Entomol. Zeitschr. 1907 mitteilte. Aber selbst abgesehen davon, war schon der von mir in meiner ersten Abhandlung p. 460 und 461 mitgeteilte Fall (*Charaxes jasius* L.) beweisend, sonst wäre die bei diesen Raupen sicher konstatierte Polyederkrankheit durch Verbesserung der Nahrung nicht zurückgegangen und sogar ausgeheilt! Das gleiche wird auch erwiesen durch die von W. Reiff in Nordamerika nach meinem Vorschlage ausgeführten Flacherieversuche an *L. dispar* L., die positiv ausfielen.

Es wäre ja auch zu merkwürdig, wenn abgeschnittene und damit von der Ernährung ausgeschaltete Zweige, die 1—2 Tage in Wasser gestellt werden, ihre Blätter nicht in irgendwelcher abnormen Weise verändern würden und wenn solche Nahrung

für den Stoffwechsel und die Resistenz der Raupen gleichgültig wäre!

Wenn auch der Ausspruch eines Pflanzenphysiologen, ein abgeschnittener Pflanzenteil (Zweig etc.) sei schon eine halbe Leiche, je nach der Pflanzenart in sehr verschiedenem Grade berechtigt ist, so trifft dieser Ausspruch in der Mehrzahl der Fälle um so mehr zu, wenn der Zweig in Wasser gestellt und dadurch die Quellung, Lockerung und der Zerfall des Protoplasmas (durch sogen. Autolyse?) begünstigt wird. Man kann es ja nach wenigen Tagen deutlich bemerken, dass sich die Blätter in dem gedachten Sinne verändern, aber etwa um Verwesung und Fäulnis braucht es sich dabei noch keineswegs zu handeln; andererseits wird dagegen durch raschen Entzug des Wassers (rasches Abwelken und Trocknen) diese Plasmazersetzung vermindert oder direkt abgewendet. Auf diesem Prinzip beruht ja, wie ich in meinem zitierten Autoreferate schon bemerkte, die rationelle Heubereitung: je schneller und gründlicher das Gras dabei getrocknet wird, desto besser, je langsamer und unvollständiger, desto schlimmer!

Zu glauben, dass das Wasser, sofern es nicht etwa zufällig ausreichende Mengen von Mineralstoffen (Nährsalzen) enthält, die abgeschnittenen Zweige viele Tage lang vollwertig ernähren könne, entspricht etwa der Physiologie der Laien, welche die durch das aufgenommene Wasser erzeugte Straffheit, den Turgor, immer noch mit Ernährung und Gesundsein verwechseln! — Das Wasser ist zwar auch ein sehr wichtiger Nahrungsstoff, aber es reicht an sich nicht aus, und selbst wenn es mit den nötigen Mineralstoffen versehen wird, so ist das noch lange nicht das gleiche wie die Ernährung durch die Wurzeln und dazu wird der Wassergehalt im Blattplasma relativ zu hoch, es tritt ein Überschuss ein und jeder Überschuss eines Nahrungsstoffes, zumal aber des Wassers, ist hier schädlich.

Die gegenteilige Annahme, dass dem Abschneiden und Einfrischen der Zweige keine nennenswerte Bedeutung zukomme, würde jedenfalls zu sehr merkwürdigen aber auch bedenklichen Konsequenzen führen. (Schluss folgt.)

Über Planktonepibionten.

Von Dr. Bruno Schröder (Breslau).

Seit einiger Zeit sind Organismen beobachtet worden, die sich auf planktonischen Pflanzen oder Tieren ansiedeln und mit ihnen eine schwebende Lebensweise führen. Man hat sie unter verschiedenen Bezeichnungen zusammengefasst. Wesenberg (31) nannte sie „passiv-pelagische Organismen“; von anderer Seite wurden sie „Ektoparasiten“ oder auch „Epiplankton“ genannt. Keine dieser Bezeichnungen trifft das Richtige.

Da diese Organismen nicht nur auf das Meer beschränkt sind, sondern sich auch im Süßwasser finden, so passt für sie die Bezeichnung „passiv-pelagische Organismen“ nicht. Der Begriff „Ektoparasit“ kann nur auf einen Teil von ihnen angewendet werden, nämlich auf die Chytridiaceen und gewisse Peridiniaceen, von denen wir bestimmt wissen, dass sie als aufsitzende Schmarotzer ihre Wirte schädigen. Auch das Wort „Epiplankton“ ist nicht gut gewählt. Ein Epiphyt ist bekanntlich eine Pflanze, die auf anderen Pflanzen oder Tieren lebt; ein Epizoon ein Tier, das Pflanzen oder andere Tiere bewohnt. Epiphyten und Epizoen kommen auch auf Planktonorganismen festsitzend vor. Plankton ist das, was schwebt; das aber, was festsitzt, ist kein Plankton, auch dann nicht, wenn es an Planktonorganismen haftet. Das bisher sogen. „Epiplankton“ bedeutet Plankton auf Plankton, was demnach unrichtig ist. Die Epiphyten und Epizoen des Planktons wird man deshalb am besten unter dem Sammelbegriffe „Planktonepibionten“ vereinigen.

Wenn man übrigens die Gallerthülle, die viele Algen auch des Planktons besitzen, als Zellhautbestandteil auffasst, was für manche Fälle unbedingt Geltung hat, dann müsste man die in der Hüllgallerte der Planktonorganismen vorkommenden Pflanzen und Tiere als „Planktonendobionten“ bezeichnen, was auch besonders für diejenigen Organismen gilt, die im Zellinnern von Planktonten schmarotzen.

Einer der ersten, die sich mit dem Zusammenleben von Algen auf Tieren oder umgekehrt näher befassten, war Famintzin, der das Vorkommen des Infusors *Tintinnus inquilinus* O. F. Müller der Bacillariacae *Chaetoceras tetrastichon* Cleve eingehend beschrieb und abbildete (8). Da ich selbst Gelegenheit hatte, beide Organismen sowohl aus dem Golfe von Neapel (23), wo sie auch Daday (7) ebenso wie Famintzin gefunden hatte, als auch aus der Adria (24) zu untersuchen, so möchte ich den Ausführungen Famintzin's, die ich in fast allen Teilen bestätigen kann, noch einiges hinzufügen. Er führt zwei Formen von *Ch. tetrastichon* an (l. c. Taf. 1, Fig. 1 u. 3), bei denen namentlich der Verlauf der Hörner und ihre Länge verschieden sind Die typische dreizellige Form Cleve's[1]) hat alle 12 Hörner, die ziemlich von gleicher Dicke sind, nach rückwärts, also nach einer Seite hin gerichtet. Dieser Form entspricht die bei Famintzin Fig. 3. Die ebenfalls dreizellige Form, die Famintzin in Fig. 1 abbildet, hat auf der linken Seite der kurzen Zellkette 2 am Grunde gebogene, später gerade längere und dicke Hörner nach vorn zu gestellt, ebenso ein kürzeres, etwas dünneres und gleichfalls nach vorn ge-

1) Cleve, P. T., A treatise on the Phytoplankton of the Northern Atlantic. Upsala 1897, p. 22, Taf. 1, Fig. 7 a, b u. c.

bogenes Horn auf der rechten Seite, während alle anderen 9 Hörner zwar wie bei der typischen Form nach rückwärts gerichtet sind, aber größtenteils eine verringerte Länge und Dicke aufweisen. Diese letzte Form hat Pavillard (18, 19), der die Arbeit Famintzin's wohl nicht kannte und der *Chaetoceras* in beiden Formen an der Südküste Frankreichs zusammen mit dem *Tintinnus* fand, als eine neue Art: *Chaetoceras Dadayi* beschrieben.

Im Sommer 1911 konnte ich in der Zoologischen Station zu Rovigno beide Formen ebenfalls mit dem *Tintinnus* aus dem Val di Bora unter dem Mikroskop im hängenden Tropfen lebend beobachten und sah, wie der *Tintinnus* um seine Längsachse rotierend mit dem *Chaetoceras* im Wasser munter umherschwamm, bald rechts drehend und nach vorwärts, dann auch wieder einmal nach links und rückwärts steuernd. Famintzin's Arbeit war mir damals nicht zugänglich. Es kam mir aber bei der wiederholten Betrachtung des interessanten Objekts der Gedanke, dass die fortdauernd rotierende Bewegung des *Tintinnus* doch ganz bestimmt nicht ohne Einfluss auf das Wachstum der jungen Hörner des *Chaetoceras* sein dürfte. Nun hat Famintzin junge, einzellige *Chaetoceras*-Zellen, die wahrscheinlich aus Mikrosporen hervorgegangen waren, mit nur 2 Hörnern gefunden, an die sich der *Tintinnus* schon angesetzt hatte (l. c. 4 u. 5), und die Möglichkeit ist nicht von der Hand zu weisen, dass die verschiedene Richtung, Stärke und Länge der Hörner von *Ch. Dadayi* Pav. eine Folge der andauernden Drehung und Fortbewegung der jungen *Chaetoceras*-Zellen ist, was übrigens auch Famintzin schon vermutet hatte (l. c. p. 5), der ebenso wie ich meint, dass beide Formen ein und derselben Spezies angehören, „deren verschiedenes Aussehen ausschließlich durch die Periode ihrer Vereinigung mit *Tintinnus inquilinus* verursacht wird." Demnach würde der *Tintinnus* fast wie ein mikroskopischer natürlicher Klinostat auf die jugendliche *Chaetoceras*-Zelle wirken, indem er die Wachstumsrichtung, die Stärke und die Länge der Hörner abnorm beeinflusst. Experimentell wird sich dieser Umstand bei der Kleinheit des Objektes schwerlich nachweisen lassen. Nur lückenlose Beobachtungen der Entwickelung von *Ch. tetrastichon*, der mit *Tintinnus* besetzt ist, können den genauen Nachweis liefern.

Weitere Beiträge zur Kenntnis und zur Verbreitung der Planktonepibionten gaben namentlich Bachmann (2—4), Bolochonzeff (5), Francé (9). Wesenberg (31) und O. Zacharias (34 u. 35), deren Funde wie die der übrigen Autoren in den am Schlusse angeführten Schriften des Literaturverzeichnisses nachgesehen werden können. Einen besonders bemerkenswerten Fund machte Bachmann im Loch Earn in Schottland, indem er auf der Schizophycee *Gomphosphaeria Naegeliana* (Unger) Lemmerm. nicht weniger als 9 verschiedene Epiphyten nachwies, zu denen noch von 2 anderen Au-

toren kommen. Die umfangreichsten Untersuchungen über Planktonepibionten verdanken wir Lemmermann (14—17), der in seinen zahlreichen Arbeiten des öfteren auf derartigen Kommensalismus hinweist und bereits in seiner Algenflora von Brandenburg (p. 291) ein Verzeichnis der Wirte gibt, die von Flagellaten bewohnt werden. In früheren Mitteilungen habe ich auch auf das Vorkommen von Pflanzen und Tieren auf Planktonorganismen bezug genommen (21—24), und die Veranlassung zu dieser bot das Auftreten der Bacillariacee *Synedra investiens* W. Smith auf dem Copepoden *Diaixys pygmaea* T. Scott aus der Nähe der Klippe Gruiza an der dalmatinischen Küste des Adriatischen Meeres, den mir Steuer von unserer gemeinsamen Fahrt auf dem Stationsdampfer „Rudolf Virchow“ 1911 zusandte.

Bisher war nur ein Fall bekannt[2]), dass eine den Grundformen der Bacillariaceen zugehörende Art auf Copepoden vorkommt, nämlich *Licmophora Lyngbyei* (Kütz.) Grun. auf *Corycaeus*-Arten der Adria (24). Gran vermutet, dass diese Art dieselbe ist, „die mehrmals in der Nordsee auf Copepoden (*Acartia*, *Centropages*) gefunden worden ist“ (10).

Die verschiedenen Arten der Gattung *Synedra* kommen entweder frei vor, oder sie sind auf untergetauchten Wasserpflanzen, Pfählen, Steinen etc. festgewachsen. Dass sie auch auf Tierkörper übergehen können, war bis jetzt nicht bekannt. *S. investiens* W. Smith [Text und Abb. b. Van Heurick (29), p. 313, Taf. 10, Fig. 425] saß in einfachen, strahlig-büschelförmigen bis kugeligen Kolonien von oft 30—70 Individuen, seltener einzeln oder in geringer Anzahl mit einem kaum merklichen Gallertpolster meist auf den Borsten und Haaren, weniger an den Abdominalsegmenten von *Diaixys pygmaea*. Sie gehört zu den kleinsten marinen Formen (Länge 25—30 μ, Breite der Schalenseite 2—3 μ, Dicke 3—5 μ). Sie ist in der Schalenansicht schmal lineal-lanzettlich, von der Mitte aus gleichmäßig und sehr allmählich nach den Enden zu verschmälert und an diesen stumpflich abgerundet. Die punktierten Querstreifen der Zellhaut gehen parallel und im rechten Winkel zur Längsachse. Die Gürtelseite ist etwas breiter als die Schalenseite, gerade und langgestreckt rechteckig mit schwach abgerundeten Ecken. Die Chromatophoren, die in dem in Formol konservierten Materiale leidlich gut erhalten geblieben waren, zeigten sich als 2 unregelmäßig viereckige Platten, die in der Mitte der Zelle einen kleinen Raum frei ließen. Im allgemeinen haben die marinen Synedren stets

2) Kürzlich erhielt ich von Herrn stud. phil. Fritz Früchtel aus Innsbruck noch einige von Steuer auf obiger Fahrt gesammelte Copepoden, nämlich *Corycaeus Brehmi* Steuer aus Punta Velibog und aus Punta Bonaster, sowie *C. catus* F. Dahl von dem erstgenannten Teile des Adriatischen Meeres, welche mit der Bacillariacee *Cymbella pusilla* Grun. besetzt waren.

zahlreiche kleine Chromatophoren von rundlicher oder polygonaler Umgrenzung. Dies ist bei *S. investiens* nicht der Fall.

Es ist mir nicht bekannt, ob *S. investiens* schon aus der Adria sicher nachgewiesen ist, aber ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die von Grunow von dort her angegebene *S. gracilis* Kütz. (und W. Smith) var. *barbatula* Grun. mit ihr identisch halte, die Grunow (11), p. 88 beschreibt und auf Taf. V (8), Fig. 24 abbildet und von der er sagt, dass sie an *Cladophora*-Arten und an *Ectocarpus* im Mittelmeer und in der Nordsee, von wo sie auch Van Heurick und andere angeben, festsitzend vorkommt. Das von Grunow allerdings erwähnte „Schleimbärtchen" am oberen Ende der Zellen habe ich trotz Färbung mit Methylenblau und Safranin nicht auffinden können, aber vielleicht liegt das nur an der Konservierung, vielleicht fehlt es auch den auf Copepoden aufsitzenden Individuen.

Sehr dankenswert wäre es, wenn die Bearbeiter von Copepoden, Cladoceren und anderer Gruppen kleiner planktonischer Tiere auch ihr Augenmerk auf derartige Epibionten richten möchten, wie dies bereits Giesbrecht (Steuer, 28) getan hat, der eine Abbildung von *Corycaeus elongatus* mit einer *Licmophora*-ähnlichen Bacillariacee gibt, ebenso Daday (1), der *Carchesium* auf einem *Cyclops* abbildet.

Außer Famintzin l. c. hat unter Anderen Steuer die biologische Bedeutung des Zusammenlebens der Epiphyten und Epizoen mit Planktonorganismen in Erwägung gezogen (28). Famintzin versucht nachzuweisen, dass zwischen *Tintinnus inquilinus* und *Chaetoceras tetrastichon* eine Symbiose besteht, also eine Vereinigung zu gegenseitigem Vorteil. Dieser Vorteil ist allerdings nach seinen Erörterungen (l. c. p. 5) nur für den *Tintinnus* vorhanden, jedoch dürfte der Nachweis des Vorteils für den *Chaetoceras* noch zu führen sein, um den Begriff Symbiose zu rechtfertigen. Auch dürfte es von Famintzin doch sehr gewagt sein, dieses Zusammenleben „als Beispiel einer vernunftmäßigen Handlung eines so niedrig organisierten Wesens, wie des *Tintinnus*" aufzufassen.

Dagegen bemerkt Steuer (28, p. 616) ganz richtig, dass es, abgesehen von dem schon erwähnten Parasitismus, in vielen und man kann wohl sagen in den meisten Fällen, „noch vollkommen unbekannt ist", welche Bedeutung das Zusammenleben für beide Teile hat, ob dabei der Austausch von Stoffwechselprodukten, die Möglichkeit der Lichtzufuhr und anderes mehr eine Rolle spielen. Jedenfalls trägt aber dieses Zusammenleben zur Verbreitung und damit zur Erhaltung der Art bei.

Übersicht über die Planktonepibionten.

Nr.	Epibiont	I.	II.	Planktont	Autoren
	I. Schizophyceae.				
1	Aphanothece nidulans Richter	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm.	Bachmann (3), West (33)
2	Calothrix rhizosoleniae Lemmerm.	+	—	Rhizosolenia spec. u. a. Bacillariaceen	Lemmermann (17)
3	Chamaesiphon confervicola A. Br.	—	+	Botryococcus Brauni Kütz.	Ders. (17)
4	Ch. curvatum Nordst.	—	+	Ders.	Ders. (17)
5	Dermocarpa Leibleini var. pelagica Wille	+	—	Trichodesmium tenue Wille	Ders. (17)
6	Leptochaete nidulans Hansg.	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm. u. Microcystis spec.	Ders. (17)
7	Richelia intracellularis J. Schmidt	+	—	Chaetoceras contortum Schütt	Karsten (13)
	II. Chlorophyceae.				
1	Characium Debaryanum (Reinsch) De Toni	—	+	Copepoden u Cladoceren	Lemmermann (16)
2	Ch. groenlandicum Richter	—	+	Dies.	Ders. (16)
3	Ch. Hookeri (Reinsch) Hansg.	—	+	Dies.	Ders. (16)
4	Ch. limneticum Lemmerm.	+	—	Dies.	Ders. (16)
5	Ch. stipitatum (Bachm.) Wille	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm.	Bachmann (3)
6	Chlamydomonas inhaerens Bachm.	+	—	Dies. u. Anabaena spec.	Ders. (2 u. 3)
7	Chlorangium mucicolum Bachm.	+	—	Dies.	Ders. (3)
8	Ch. stentorinum Stein	+	—	Copepoden u. Cladoceren	—
9	Raphidium bosminae Virieux	+	—	Bosmina longicornis var. brevicorne Hellicke	Virieux (30)
	III. Bacillariaceae.				
1	Licmophora Lyngbyei (Kütz.) Grun.	—	+	Corycaeus spec.	Br. Schröder (24)
2	Nitzschia closterium W. Smith	—	+	Phaeocystis spec., Chaetoceras sociale Lauder., Collozoum spec.	Gran (10), Famintzin (8)
3	N. palaea (Kütz.) W. Smith	—	+	Microcystis aeruginosa Kütz.	Lemmerm. (17)
4	Synedra investiens W. Smith	—	+	Diaixys pygmaea T. Scott	Br. Schröder
5	Cymbella pusilla Grun.	—	+	Corycaeus Brehmi Steuer, C. catus F. Dahl	Br. Schröder
	IV. Peridiniaceae.				
1	Gymnodinium parasiticum Dogiel	+	—	Copepodeneier	Steuer (28)
2	G. Poucheti Lemmerm.	+	—	Appendicularien u. Salpen	Lemmerm. (17)
3	Peridinium pusillum (Penard) Lemmerm.	+	—	Dinobryon spec.	Ders. (17)
	V. Fungi.				
1	Achlya prolifera	—	+	Limnocalanus spec.	Bolochonzeff (5)
2	Chytridiaceenspec.	?	?	Ceratium hirundinella O. F. Müller	Seligo (25)

Nr.	Epibiont	I.	II.	Planktont	Autoren
3	Dangeardia mammilata Br. Schröder	+	—	Pandorina Morum Bory u. Microcystis aeruginosa Kütz.	Br. Schröder (21), Lemmerm. (14)
4	Entophlyctis apiculata (A. Br.) Fischer	—	+	Phacotus lenticularis (Ehrb.) Stein	Ders. (14)
5	E. rhizosoleniae Karsten	+	—	Rhizosolenia alata Brightw.	Karsten (13)
6	Phlyctochytrium pandorinae (Wille) Schröter	+	—	Pandorina Morum Bory	Lemmerm. (14)
7	P. vernale (Zopf) Schröter	+	—	Chlamydomonas spec.	Ders. (14)
8	Rhizophydium acuforme Zopf	+	—	Chlamydomonas spec.	Ders. (14)
9	Rh. agile (Zopf) Fischer	+	—	Chroococcus limneticus Lemmerm.	Ders. (14)
10	Rh. appendiculatum (Zopf) Fischer	+	—	Chlamydomonas spec.	Ders. (14)
11	Rh. cornutum (A. Br.) Fischer	—	+	Anabaena circinalis (Kütz.) Hansg. (Heterocysten)	Ders. (14)
12	Rh. cyclotellae Zopf	+	—	Cyclotella spec.	Ders. (14)
13	Rh. echinatum (Danz.) Fischer	+	—	Glenodinium cinctum (Müller) Ehrb.	Ders. (14)
14	Rh. globosum (A. Br.) Fischer	—	+	Chlamydomonas spec., Phacotus lenticularis (Ehrb.) Stein, Glenodinium cinctum (Müller) Ehrb., Anabaena spec.	Ders. (14)
15	Rh. lagenula (A. Br.) Fischer	—	+	Melosira spec.	Ders. (14)
16	Rh. marinum de Wild.	+	—	Dies.	Ders. (14)
17	Rh. transversum (A. Br.) Fischer	+	—	Chlamydomonas pulvisculus Ehrb., Gonium pectorale Müller	Ders. (14)
18	Rh. volvocinum (A. Br.) Fischer	+	—	Volvox globator (L.) Ehrb.	Ders. (14)
19	Rhizophlyctis palmellacearum Br. Schröder	+	—	Sphaerocystis Schröteri Chodat	Br. Schröder (22)
20	Saprolegnia spec.	?	?	Copepoden	Bolochonzeff (5)
	VI. Flagellata.				
1	Bicoeca longipes Zach.	+	—	Microcystis aeruginosa Kütz., Coelosphaerium spec., Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm., Stephanodiscus spec., Melosira spec., Synedra delicatissima W. Smith	Lemmerm. (17), Bachmann (3 u. 4), Wesenberg (31).
2	B. oculata Zach.	+	—	Melosira spec., Fragilaria crotonensis (Edw.) Kitton	Lemmerm. (17)
3	B. socialis Lauterborn	+	—	Asterionella gracillima Heib.	Ders. (17)
4	Cephalothamnium cyclopum Stein	+	—	Cyclops spec.	Blochmann (6), Lemmerm. (17)
5	Codonocladium umbellatum Tatem.	—	+	Crustaceen	Ders. (17)
6	Codonosiga botrytis Ehrb.	—	+	Melosira spec.	Ders. (17)
7	Colacium calvum Stein	+	—	Copepoden	Ders. (17)

Nr.	Epibiont	I.	II.	Planktont	Autoren
8	C. vesiculosum Ehrb.	+	—	Dies.	Blochmann (6), Francé (9), Iltis (12)
9	Dinobryon caliciforme Bachm.	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm.	Bachmann (3)
10	D. utriculus var. tabellariae Lemmerm.	+	—	Tabellaria spec.	Lemmerm. (17)
11	Diplomita socialis Kent	+	—	Melosira spec., Coelosphaerium spec., Gomphosphaeria spec.	Ders. (17)
12	Diplosiga socialis Frenzel	—	+	Schizophyceen, Asterionella spec.	Ders. (17)
13	Hyalobrium spec.	+	—	Microcystis spec., Anabaena spec., Coelosphaerium spec., Asterionella spec., Melosira spec. und andere Diatomaceen, Dinobryon, Uroglena, Chrysosphaerella u. Bosmina spec.	Lemmerm. (17)
14	H. Borgei Lemmerm.	+	—	Melosira spec.	Ders. (17)
15	H. Lauterbornei var. mucicola Lemmerm.	+	—	Microcystis aeruginosa Kütz., Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm., Uroglena spec., Melosira spec.	Bachmann (3), Lemmerm. (17)
16	H. Voigti Lemmerm.	+	—	Anabaena spec.	Ders. (17)
17	Salpingoeca amphora Kent	+	—	Crustaceen, Rotatorien	Ders. (17)
18	S. amphoridium J. Clark	+	—	Melosira spec.	Ders. (17)
19	S. elegans (Bachm.) Lemmerm.	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm.	Bachmann (3)
20	S. frequentissima (Zach.) Lemmerm.	+	—	Chroococcaceen, Bacillariaceen, Dictyosphaerium spec., seltener an Flagellaten	Lemmerm. (17)
21	S. Marssoni Lemmerm.	—	+	Coelosphaerium spec., Gomphosphaeria spec.	Ders. (17)
22	S. minuta Kent	+	—	Dinobryon spec.	Ders. (17)
23	S. pyxidium	+	—	Dies.	Ders. (17)
24	Stylochrysalis parasitica Stein	+	—	Eudorina elegans Ehrb., Pandorina Morum Bory	Stein (27), Francé (9)
25	Stylococcus aureus Chodat	+	—	Coelosphaerium spec., Gomphosphaeria Naegeliana, Microcystis aeruginosa Kütz.	Lemmerm. (17), Senn (26)
26	Stylopyxis mucicola Balochonzew	+	—	Gomphosphaeria Naegeliana (Unger) Lemmerm.	Balochonzeff (5)
	VII. Infusoria.				
1	Acineta simplex Zach.	+	—	Fragilaria spec.	Zacharias (34), Wesenberg (31)
2	A. robusta Boloch.	+	—	Melosira spec.	Bolochonzeff (5)
3	A. tuberosa Boloch.	+	—	Dies.	Ders. (5)
4	Carchesium polypinum Ehrb.	—	+	Copepoden	Francé (9)
5	Codonella lacustris Entz.	+	—	Melosira spec., Fragilaria spec., Asterionella gracillima Heib.	Lemmerm. (15)

Nr.	Epibiont	I.	II.	Planktont	Autoren
6	Codonocladium umbellatum Stein	—	+	Copepoden	Blochmann (6)
7	Cothurnia cristallina Ehrb.	—	+	Microcystis aeruginosa Kütz., Melosira spec., Tabellaria spec.	Francé (9)
8	C. lobata Ehrb.	—	+	Asterionella gracillima Heib.	Ders. (9)
9	Cothurniopsis vaga (Schrk.) Blochm.	—	+	Cyclops-Arten	Blochmann (6)
10	Epistylis plicatilis Ehrb.	—	+	Copepoden	Francé (9), Iltis (12)
11	E. flavicans Ehrb.	+	—	Cyclops-Arten	Schorler (20)
12	Lagenophrys vaginicola Stein	+	—	Cyclops-Arten	Blochmann (6)
13	Rhabdostyla brevipes (Clap. u. Lachm.) Blochmann	—	+	Copepoden	Ders. (6)
14	Rhynchaeta cyclopum Zenker	+	—	Cyclops coronatus Claus	Ders. (6)
15	Stentor polymorphus Ehrb.	—	+	Copepoden	
16	Tintinnus inquilinus O. F. Müller	+	—	Chaetoceras tetrastichon Cleve	Daday (7), Famintzin (8), Br. Schröder (23 u. 24), Pavillard (18)
17	Tokophrya cyclopum (Clap.) Schewiakoff	+	—	Cyclops-Arten	Blochmann (6), Seligo (25)
18	T. Steueri O. Schröder	+	—	Euchaeta hebes Giesbr.	Früchtel (briefl.)
19	Trichodina pediculus Ehrb.	+	—	Copepoden u. Cladoceren	Zacharias (35)
20	Trichophrya cordiformis Schewiakoff	+	—	Cyclops phaleratus Koch	Blochmann (6)
21	Vorticella nebulifera Ehrb.	—	+	Anabaena spec.	Seligo (25)
22	V. ozeanica Zach.	+	—	Chaetoceras densum Cleve	Zacharias (36), Br. Schröder (24)
	VIII. Rotatoria.				
1	Eier von Diurella tigris	+	—	Melosira spec.	Steuer (28)

Zusammenfassung.

1. Schizophycea	7	Spezies
2. Chlorophyceae	9	„
3. Bacillariaceae	5	„
4. Peridiniaceae	3	„
5. Fungi	20	„
6. Flagellata	26	„
7. Infusoria	22	„
8. Rotatoria	1	„
Summa	93	Spezies.

Zum Schlusse stelle ich die mir bekannt gewordenen Planktonepibionten zu einer tabellarischen Übersicht zusammen, die allerdings keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht, aber doch mancherlei zu erkennen gibt. Es sind danach einige 90 Arten zusammengekommen, die teils aus dem Meere, teils aus dem Süßwasser

stammen. Dann geht aus dieser Übersicht hervor, dass Chytridiaceen, Flagellaten und Infusorien, also Organismen mit aktiv beweglichen Vermehrungsorganen, den artenreichsten Teil der Planktonepibionten bilden, Bacillariaceen und Peridiniaceen aber nur in wenigen Arten gefunden wurden. Andererseits ist unschwer zu erkennen, dass unter den Schwebepflanzen besonders die Schizophyceen und die Bacillariaceen, seltener die Chlorophyceen oder gar die Peridiniaceen, und unter den planktonischen Tieren besonders die Copepoden und Cladoceren von Epibionten bewohnt werden. Ferner scheint es wenigstens nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnis, dass gewisse Epibionten nur ganz bestimmte Wirte als Träger benützen, andere wieder nicht so wählerisch sind. Einige von ihnen kommen nur auf Schwebeformen, andere außerdem auch auf Grundformen vor. Sie sind einstweilen unter der Rubrik I und II angedeutet, aber es ist sehr wahrscheinlich, dass bei fortschreitender Kenntnis ihrer Eigenart und ihrer Verbreitung die Summe der der I. Gruppe zugeteilten Formen zugunsten der II. verringert werden wird.

Vielleicht gibt vorstehende Übersicht Veranlassung, weiterhin auf das Zusammenleben von Planktonorganismen mit Epibionten zu achten und etwaigen Wechselbeziehungen beider nachzuforschen.

Literaturverzeichnis.

1. Ammann, H., Das Plankton unserer Seen. Wien und Leipzig 1911.
2. Bachmann, H., *Chlamydomonas* als Epiphyt auf *Anabaena Flos-aquae*, in: Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIII, Berlin 1905.
3. — Vergleichende Studien über das Phytoplankton von Seen Schottlands und der Schweiz, in: Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, Bd. III, Stuttgart 1907.
4. — Das Phytoplankton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees, Luzern.
5. Bolochonzeff, E. N., Phytobiologie des Ladogasees. Petersburg 1909.
6. Blochmann, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Hamburg 1895.
7. Daday, E. v. Monographie der Familie der Tintinnoideen, in: Mitt. aus d. zool. Station z. Neapel, Bd. VII, Leipzig 1887.
8. Famintzin, A., Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren, in: Mém. d. l'Acad. imp. d. Sciences d. St. Petersbourg, Tome XXXVI, Petersburg 1889.
9. Francé, R., Ammann, H. und Lenze, M., Plankton-Bestimmungsbuch. München 1912.
10. Gran, H. H., Diatomeen, in: Brand, K., Nordisches Plankton, Bd. XIX, Kiel und Leipzig.
11. Grunow, A., Die österreichischen Diatomaceen, in: Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, Jahrg. 1862.
12. Iltis, H., Über eine Symbiose zwischen *Planorbis* und *Batrachospermum*, in: Biol. Centralbl., Bd. XXXIII, p. 685, Leipzig 1913.
13. Karsten, G., Das indische Phytoplankton, in: Deutsche Tiefsee-Expedition 1898—99, Bd. II, 2. Teil.

14. Lemmermann, E., Die parasitischen und saprophytischen Pilze der Algen, in: Abh. d. Naturf. Ver. Bremens 1901, Bd. 17, Heft 1, Bremen 1902.
15. — Das Plankton schwedischer Seen, in: Arkiv för Botanik, Bd. 2, Nr. 2, Stockholm 1903.
16. — Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. XVI. Phytoplankton von Sandhem (Schweden), in: Botaniska Notiser, Lund 1903.
17. — Algen I (Schizophyceen, Flagellaten, Peridineen), in: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, III. Bd., Leipzig 1910.
18. Pavillard, J., Recherches sur la flore p2lagique de l'Étang de Thau. Montpellier 1905.
19. — Observations sur les Diatomées, in: Bull. d. l. soc. bot. de France, Paris 1913.
20. Schorler, B. und Thallwitz, J., Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden, in: Annales de Biologie lacustre, Tome I, Brüssel 1906.
21. Schröder, Br., *Dangeardia*, ein neues Chytridineengenus auf *Pandorina Morum* Bory, in: Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVI, Berlin 1898.
22. — Planktonpflanzen aus Seen von Westpreußen, in: Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVII, Berlin 1899.
23. — Das Phytoplankton des Golfes von Neapel, in: Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 14, Leipzig 1899.
24. — Adriatisches Phytoplankton, in: Sitzungsber. d. Kaiserl. Akademie d. Wissensch. in Wien, Mathem.-naturwissensch. Kl., Bd. CXX, Abt. 1, Wien 1911.
25. Seligo, A., Untersuchungen in den Stuhmer Seen. Danzig 1900.
26. Senn, G., *Flagellata*, in. Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, I. Teil, 1. Abt., Leipzig 1900.
27. Stein, F., Der Organismus der Infusionstiere III. 1. Hälfte, Leipzig 1878.
28. Steuer, A., Planktonkunde. Leipzig u. Berlin 1910.
29. Van Heurick, H., Traité des Diatomées. Anvers 1899.
30. Virieux, J., Quelques algues de Franche-Comté rares ou nouvelles, in: Bull. d. l. soc. d'hist. nat. du Doubs Nr. 21, Besançon 1911.
31. Wesenberg-Lund, C., Studier over de Danske Söers Plankton. Kopenhagen 1904.
32. West, G. S., Report on the Freshwater Algae, including Phytoplankton of the Third Tanganyika Expedition by Dr. W. A. Cunington 1904—1905. London 1907.
33. West, W. and West, G. S., On the Periodicity of the Phytoplankton of some British Lakes, in: Linnean Soc. Journ. Botany. London 1912.
34. Zacharias, O., Faunistische und biologische Beobachtungen am Gr. Plöner See, in: Forschungsberichte d. zool. Station zu Plön, Bd. 1—3, Berlin 1893—95.
35. — *Trichodina pedicula*, in: Biol. Centralbl., Bd. 20, Erlangen 1900.
36. — Über Periodizität, Variation und Verbreitung verschiedener Planktonwesen in südlichen Meeren, in: Archiv f. Hydrobiologie u. Planktonkunde, Bd. 1, Stuttgart 1906.

Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren[1]).

Von Dr. Slavko Šećerov (Belgrad).

(Mit 5 Figuren.)

Gelegentlich meiner Untersuchungen[2]) über den Lichtgenuss im Salamander-Körperinnern bin ich zufällig zu einem trächtigen Weibchen der gelbgestreiften Salamandervarietät (aus Vorwohle in Deutschland) gekommen. Da ich anfänglich die Hoden und die Ovarien immer exstirpierte, habe ich bei der Operation dieses Weibchens junge Salamanderlarven, die bald geboren worden wären, herausgenommen (5. V. 1911). Ich habe nur die Jungen einer Seite herausgenommen, da die Röhrchen nur einerseits in das Tier eingesteckt waren. Bei dieser Operation blieben mir von dieser Seite etwa 8 Junge am Leben. Das betreffende gelbgestreifte Weibchen wurde später wie alle meine Versuchstiere in der betreffenden Versuchsserie behandelt; es wurde in der Dunkelkammer unter dem Sturze mit den nötigen Kautelen gehalten. Am zweiten Tage nach der Operation (7. V.) hat das betreffende Weibchen unter diesen Versuchsbedingungen noch etwa 10 Junge von der anderen Körperseite geworfen, aber von diesen waren nur noch einige lebend wegen des mangelnden Wassers. Die Mutter lag nämlich in einer mit nassem, bespritzten Fließpapier bedeckten Glaswanne. Diese Nässe scheint zu gering gewesen zu sein und es blieben nur 4 Junge von der natürlich geborenen Partie am Leben.

Mit diesem Material (12 Stück) habe ich eine Versuchsserie über die Farbenanpassung der Salamanderlarven angestellt, wozu auch die von H. Przibram gewünschte Analyse der von P. Kammerer[3]) an verwandelten Salamandern gemachten Beobachtungen die Veranlassung bot; wegen der mangelnden Zeit war ich selbst verhindert, diese Versuche weiter auszudehnen.

---

1) Diese Versuche waren in Biologischer Versuchsanstalt in Wien, wo sie auch fortgesetzt und bestätigt wurden, ausgeführt und in Glas 87 der Serb. Akad. der Wiss. in Belgrad 1912 veröffentlicht. Da sie als erste positive Versuche über die Farbenanpassung der Salamanderlarven für die Frage der Farbenanpassungsfähigkeit der Salamander und der Vererbung der Farbenanpassungen von Wichtigkeit sind, werden sie auch hier mitgeteilt.

2) Die Umwelt des Keimplasmas II. Der Lichtgenuss im Salamandrakörper. — Arch. f. Ent.-Mech. von Roux, Bd. 32, S. 682—702.

3) Paul Kammerer, Experimentell erzielte Übereinstimmung zwischen Tier- und Bodenfarbe. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 58, 1908.

Ders., Vererbung künstlicher Farbenveränderungen. — Umschau, Bd. 13, Nr. 50, 1909, und die letzte große Publikation:

Ders., Vererbung erzwungener Farbenvererbungen IV. Mitteilung. Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. — Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXXIV, 1913.

Ich habe das Material in zwei Teile, in heller und dunkler gefärbte, geteilt. Sowohl die hell- wie auch die dunkelgefärbten habe ich wieder je zur Hälfte auf gelber und auf schwarzer Unterlage gehalten. Die Unterlage habe ich durch Aufstellung der runden Glaswannen, in denen die Tiere gehalten wurden, auf schwarzes oder gelbes, glänzendes Papier erzeugt; außerdem waren die Glaswannen mit etwa drei fingerhohen, ebenso gefärbten Papierstreifen von außen von den unteren Rändern an umgeben. In jeder Glaswanne waren einige Algen, wegen des nötigen Sauerstoffes, vorhanden; indessen war die Wirkung dieser grünen Farbe überall gleich und dadurch eliminiert, wie sich aus den positiven Versuchsergebnissen ergibt.

Es waren also vier verschiedene Wirkungen möglich, Einfluss der gelben Unterlage auf hell- und dunkelgefärbte, und der schwarzen auf hell- und dunkelgefärbte Larven. Die Wirkung der Unterlage prüfte ich besonders mit Rücksicht auf Ausdehnung der gelben Fleckenzeichnung, die erst bei der Verwandlung zum Vollsalamander erscheint. Der Kürze halber wird im folgenden unter „dunkler" und „heller" Salamander einer verstanden, der aus einer dunklen, bezw. hellen Larve hervorgegangen war.

Die gelbe Zeichnung der Mutter war (Fig. 1) zwei große, fast parallel verlaufende Längsstreifen (l_1, l_2) am Rücken[4]), zwei schmälere Längsstreifen (s_1, s_2) an den Seiten, die gegen die vorderen Extremitäten zu unterbrochen waren. Die parallelen Rückenstreifen waren am Schwanze durch zwei Querbrücken (p_1, p_2) verbunden und gegen die Schwanzspitze noch an einer Stelle zusammengeflossen. Die Extremitäten tragen in der Gegend des Oberarmes und Oberschenkels je einen großen, gelben Fleck; die Gegend des Unterarmes und Unterschenkels dagegen ist mehr unregelmäßig gelb gefleckt. Die gelbe Zeichnung reicht an einigen Stellen bis zu den Fingerspitzen.

Die Salamanderlarven haben nach der Geburt, und noch weniger nach dem Herausnehmen aus dem Uterus durch die Operation keine gelben Flecken; sie sind mehr oder weniger schwarz pigmentiert und je nach der Intensität des schwarzen Pigments sind sie heller oder dunkler gefärbt.

Die Versuche habe ich am 8. V. 1911 angefangen und sie haben bis zum 27. VI. 1911 gedauert. In diesem Zeitraume starb fast die Hälfte der Tiere wegen der großen damals herrschenden Hitze, aber alle waren schon verwandelt. Die übriggebliebenen Exemplare wurden dann nach der Unterbrechung des Versuches in 5% Formol aufbewahrt. Die Wirkung der Unterlage ist aus den Fig. 2–5 sichtbar. In diesen Figuren sind Fälle mit typischem Unterschiede

4) Die gelbe Farbe ist in den Figuren weiß dargestellt.

in der Zeichnung dargestellt; es ist zu bemerken, dass unter meinen Versuchstieren auch weniger ausgeprägte Fälle vorhanden waren. Diese Färbungsunterschiede sind schon auf den anfänglichen, individuellen Unterschied zurückzuführen, da nicht alle Tiere eines

Fig. 2.

Fig. 1.

Fig. 4.

Fig. 3.

Fig. 5.

Versuchsglases genau hell oder dunkel waren. In der Fig. 2 ist ein helles Tier auf der gelben Unterlage nach 50 Tagen (8. V. bis 27. VI. 1911) dargestellt. Die Larve ist schon ganz verwandelt; von Kiemen ist schon keine Spur zu bemerken. Die Kopfform ähnelt der der ausgewachsenen Tiere, ebenso der Schwanz. An dem Kopfe sind die gelben Streifen, die bei der Mutter an der korrespondierenden Stelle getrennt waren, zusammengeschmolzen.

Die gelbe Zeichnung hat fast die ganze Körperoberfläche ausgefüllt. Die zwei Längsstreifen am Rücken sind unterbrochen und in Stücke geteilt; das hängt überhaupt mit dem Erscheinen der gelben Zeichnung zusammen. Die gelbe Zeichnung erscheint an verschiedenen Stellen in der Form kleiner Flecken, die sich später vergrößern, zusammenschmelzen und dadurch die Form der Streifen auch annehmen können. Es ist interessant, bei diesem Tiere das Hinübergreifen der gelben rechtseitigen Zeichnung auf die linke Seite zu betrachten. So sehen wir am Rücken an der rechten Seite einen größeren und längeren Fleck, der einen stielartigen Fortsatz an die linke Seite entsendet. Ebenso sind an dem Schwanze die beiderseitigen Flecken an mehreren Stellen zusammengeschmolzen. Von den seitlichen Längsstreifen ist noch wenig sichtbar; statt diesen sind kleinere Flecken vorhanden, die an der rechten Seite nicht dargestellt sind. Die Zeichnung der Extremitäten ist mehr oder weniger ähnlich der der Mutter; jedoch sind die Finger, besonders der vorderen Extremitäten, im Vergleich mit der Mutter mehr gelb gefärbt. So ist die rechte vordere Extremität an den Fingern nur gelb gefärbt. Die Oberarmzeichnung entspricht der mütterlichen; die Unterarmzeichnung ist noch rudimentär im Vergleich zu der mütterlichen.

Die Zeichnung des hellen Salamanders auf dem schwarzen Untergrunde (Fig. 3) ist auf den ersten Blick auffällig verschieden von der des betreffenden hellen Salamanders auf der gelben Unterlage. Am Kopf ist die gelbe Zeichnung nicht so reich; die Streifen sind dünn und nicht zusammengeschmolzen. Die Längsstreifen am Rücken sind in kleine Flecken zerstückelt; die Flecken sind klein, punktförmig und bilden nur dünnere Streifchen. Von dem Zusammenschmelzen der beiderseitigen Längsstreifen ist keine Spur vorhanden. Die seitlichen Längsstreifen der Mutter sind nicht sichtbar. Die Finger aller Extremitäten sind nicht gelb gefärbt im Gegensatz zu dem Tiere auf dem gelben Untergrunde, bei dem sie sehr reich gelb gefärbt sind. Die Zeichnung der Oberarme und Oberschenkel ist klein, fast im Verschwinden begriffen, ebenso der unteren Teile der Extremitäten. Die Wirkung der Unterlage auf anfänglich gleichgefärbte Larven ist klar und zeigt sich im allgemeinen bei der gelben Zeichnung in Verminderung der Fleckengröße und Verschwinden der einzelnen Flecken auf dem schwarzen Untergrunde, in dem Zunehmen der Fleckengröße, Hinübergreifen und Verschmelzen der beiderseitigen Streifen auf der gelben Unterlage. Also an der Larve zeigt sich dieselbe Wirkung wie bei den Kammerer'schen Versuchen an den erwachsenen Tieren; die schwarze Unterlage vermindert, die gelbe vergrößert, die gelbe Zeichnung des metamorphosierten Salamanders sowohl bei ihrer Einwirkung nach als auch vor der Metamorphose.

Das in der Fig. 3 dargestellte Tier war im Versuche vom 8. V. bis 26. VI. 1911; die letzten larvalen Charaktere sind noch sichtbar (Kopf, Schwanzform).

In der Fig. 4 sehen wir ein dunkles Tier auf der gelben Unterlage. Die Versuchsdauer war vom 8. V. bis 24. VI. 1911. Die Wirkung des gelben Untergrundes zeigt sich ebenso wie bei dem hellen Versuchstiere. Die gelbe Zeichnung des Kopfes ist vergrößert, vorne zusammengeschmolzen; jedoch nimmt sie keine so große Fläche ein wie bei dem hellen Tiere. Die Längsstreifen am Rücken sind in einzelne größere Flecken zerfallen, vorne zusammengeschmolzen. Die Extremitäten zeigen sich im allgemeinen bedeutend weniger gelb im Verhältnis zu dem hellen Tiere und zu der Mutter; am Schwanze tritt ebenso mehr die schwarze Farbe hervor. Jedoch zeigt dieses dunkle Tier im Vergleiche mit dem dunklen Tiere auf dem schwarzen Untergrunde (Fig. 5, 8. V. bis 20. VI) die gleichen Farbenwechselerscheinungen, die sich schon bei den hellen Exemplaren gezeigt haben. Das Gelb ist intensiver und größer entwickelt; es zeigt sich die Tendenz zum Zusammenschmelzen; die Flecken sind größer und weniger vorhanden. Die dunkle Larve, auf dem schwarzen Untergrunde zeigt am deutlichsten die Reduktion der gelben Zeichnung. Die Längsstreifen sind in kleinere Flecken zerfallen; von der Zeichnung an den Extremitäten sind im ganzen nur sieben kleine Flecken zurückgeblieben. An dem Schwanze sind nur noch kleine punktförmige Flecken vorhanden. Die Finger sind gar nicht gelb gefärbt, wie bei dem hellen Tiere mit dem schwarzen Untergrunde, überhaupt zeigt sich die Wirkung der Unterlage größer als die des anfänglichen Farbenzustandes. Die hellen und die dunklen Larven auf dem gleichen Untergrunde werden einander ähnlicher nach der Metamorphose als die hellen oder dunklen auf dem verschiedenen Untergrunde.

Alle diese Farbenanpassungen sind Wirkung des Untergrundes auf die Larven. Die Larvencharaktere kann man noch bei allen Versuchstieren an der Schwanzform bemerken. Die Tiere werden nach der Verwandlung sofort, wie sie sich an das Landleben zu gewöhnen begannen, gezeichnet.

Man kann kurz die Resultate folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Salamandralarven von der gelbgestreiften Varietät zeigten Farbenanpassungserscheinungen wie die metamorphosierten;

2. sie werden auf dem gelben Untergrunde, sobald sie sich zu verwandeln beginnen, mehr gelb gefärbt als die Mutter; die Flecken werden größer, die Streifen eine Tendenz zum Zusammenfließen an den beiden Seiten; die Finger werden ebenso reichlicher gelb gefärbt als bei der Mutter;

3. die Salamandralarven zeigen auf dem schwarzen Untergrunde eine Vergrößerung der Zahl der gelben Flecken, die etwa nicht

durch Vermehrung des Gelb entsteht, sondern durch Zerstückelung der Längsstreifen in Flecken, Verschwinden kleiner mütterlicher Flecken, also überhaupt eine Reduktion des Gelb.

Nachtrag. Nach meinen photometrischen Messungen wirft das glänzende gelbe Versuchspapier $^1/_{30}$ des auffallenden Lichtes, das glänzende schwarze Versuchspapier $^1/_{60}$ des auffallenden Lichtes zurück. Die Versuchspapiere sind die gleichen bei beiden Versuchen von Kammerer an den metamorphosierten Salamandern. Es besteht also auch ein Unterschied in der Lichtintensität, was als Ursache der Wirkung der gelben oder schwarzen Unterlage angenommen werden konnte.

Wilhelm Roux Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwickelungsgeschehens.

2. verbesserte Ausgabe. 68 S. Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech. der Organ. Heft XIX. 1913.

Der vorliegende Aufsatz ist eine Wiederholung einer fast 30 Jahre zurückliegenden Abhandlung desselben Autors, die über die nach unseren Kenntnissen anzunehmenden Geschehensarten der blastogenen sowie der somatogenen Vererbung handelt. Da seit dem ersten Erscheinen der Abhandlung sehr energisch an diesen Fragen gearbeitet worden ist, und namentlich verschiedene experimentelle Ergebnisse die Vererbung somatogener Variationen wahrscheinlicher machen, hat Roux die neue Ausgabe dazu benützt, seine Analyse weiter auszuführen und eingehender zu begründen. Der kurze Abschnitt über die Vererbung blastogener Variationen behandelt die sechs Bedingungen, die für das Zustandekommen einer allseits bewährten Keimplasmavariation (Mutation) erforderlich sind. Es sind dies: die vollkommene Assimilationsfähigkeit der vererbbaren Variation durch das Keimplasma, die Sicherung ihrer Qualität durch Selbstregulation, ihr Sichbewähren im Kampfe um Nahrung und Raum unter den Bionten gleicher Ordnung des Keimplasmas, Sichbewähren bei der wirklichen Kopulation der Geschlechtsplasmen, Nichtstören der bewährten Keimplasmastruktur und nicht Störendwirken auf die Entwickelung der anderen Teile (hierin sind die dem biogenetischen Grundgesetz (ontogenetische Rekapitulationsregel) zugrundeliegenden Tatsachen bedingt), und ihre Einbeziehung in den Mechanismus der qualitativen Halbierung des Kernes bezw. des Zelleibes der Keimzellen.

Bei der Erörterung somatogener Veränderungen hält Roux an seiner alten Scheidung des Plasmas somatischer Zellen in einen betriebsfunktionellen Teil und in Vollkeimplasma fest. Er weicht dagegen von seiner früheren Ansicht ab, dass organische Gestaltung eine Gestaltung ausschließlich aus chemischen Prozessen sei, trotz-

dem er ihren Wirkungen auch weiterhin einen nicht unwesentlichen Teil an der Determination der typischen Gestalt einräumt. In erster Linie hält er die „physikalische" Struktur der Vererbungssubstanz für eine typische und demnach physikalische Vorgänge für die Vererbung verantwortlich. Wenn es überhaupt eine Übertragung der vom Soma erlittenen Veränderungen gibt, so muss jede dieser frühestens nach der ersten Teilung des befruchteten Eies erworbenen Veränderungen bei der Übertragung auf den einfachen Fortpflanzungskörper in eine nicht differenzierte Qualität verwandelt werden. „Diese ‚Zurückverwandlung' des ‚Explizitum' in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein Implizitum muss als das Wesen und damit als das eigentliche Problem der Vererbung betrachtet werden." Bei eben diesem Vererbungsgeschehen somatogener Variationen unterscheidet Roux drei nötige Hauptarten: 1. *Translatio hereditaria*, die Übertragung einer Veränderung des Soma auf den Keim; 2. die Implikation oder blastoide Metamorphose, die Umwandlung der neuen Eigenschaft des Soma in eine dem Keimplasma entsprechende Beschaffenheit; 3. die blastogene Insertion oder die „keimbildende Einfügung der neuen Determination in die geeignete Stelle des Keimes. Diese drei Geschehensarten werden analysiert. Nach den Ergebnissen verschiedener Experimente ist es sicher, dass sehr innige Beziehungen zwischen Stellen des Soma und Keim bestehen; soweit man sie aber bisher kennt, sind sie nicht so, wie man sie sich für die *Translatio hereditaria* vorstellen muss. Bei der Implikation unterscheidet Roux zwei Arten, neoevolutionistische und neoepigenetische Implikation, die kombiniert nebeneinander vorkommen. Die blastogene Insertion ist nur in Verbindung mit der Neoevolution anzunehmen.

Eine somatisch-generationsplasmatische Parallelinduktion in der bisherigen Erklärung, bei der das Agens auf Soma und generatives Keimplasma zusammen einwirkt, hält Roux für ausgeschlossen. Vorstellbar ist sie nur als „bikeimplasmatische Parallelinduktion", bei der das Agens außer auf das generative Keimplasma auch auf das in verschiedenen somatischen Zellen noch enthaltene Vollkeimplasma einwirkt. Dieses Vollkeimplasma der somatischen Zellen nimmt an der individuellen Entwickelung des Soma regulierenden Anteil, steht also mit der bereits gebildeten typischen Gestalt in Fühlung. Das Vollkeimplasma der somatischen Zellen soll aber gleich dem generativen Keimplasma desselben Individuums sein, und so erfährt dieses durch dasselbe Agens gleichartige Veränderungen wie das somatische Keimplasma. Auch in bezug auf das somatische Vollkeimplasma müssen die oben erwähnten sechs Bedingungen der Vererbung blastogener Veränderungen erfüllt sein. Es findet also bei der bikeimplasmatischen Parallelinduktion eine identische Variation der beiden Keimplasmen statt.

Auch die somatogene Vererbung bei dem Fehlen einer besonderen Keimbahn, selbst bei Bildung der Keimzellen aus differenzierten Somazellen lässt sich mit der Vermutung eines Vollkeimplasmas in den somatischen Zellen annehmen und erklären.

Vor der Besprechung der Implikation schaltet Roux noch eine

30 Seiten lange Darstellung der Hauptarten des Entwickelungsgeschehens und die entsprechende Präformation des Keimplasmas ein. Sie beginnt mit einer Definition von Evolution, Epigenesis und Präformation und einer Erklärung der Bezeichnungen Neoevolution, Neoepigenesis und Neopräformation, und erläutert dann die beiden ersteren an Beispielen an organischer Natur. Dann gibt Roux eine „objektive" Definition der Ontogenese und ihrer Unterarten und untersucht den wirklichen Anteil sowohl der Neoevolution als auch der Neoepigenese an der tierischen Ontogenese, um zu dem Schluss zu kommen, dass weder Evolution allein noch Epigenese allein, sondern irgendeine Kombination von beiden bei jeder ontogenetischen Entwickelung wirksam ist.

H. C. Müller, Königsberg i. Pr.

Emil Abderhalden. Lehrbuch der Physiologischen Chemie.

3. Auflage. I. Teil. Die organischen Nahrungsstoffe und ihr Verhalten im Zellstoffwechsel. Urban und Schwarzenberg. 1914.

Im Jahre 1906 erschien die 1. Auflage des Abderhalden'schen Lehrbuches der physiologischen Chemie in Vorlesungen und schon können wir die 3. Auflage in sehr veränderter Fassung begrüßen. Der Ausbau der physiologischen Chemie, an dem der Autor einen so bedeutungsvollen Anteil genommen hat, ist ein so beträchtlicher, dass das Lehrbuch in zwei Teile getrennt werden musste. Der II. Teil wird in Bälde erscheinen und die anorganischen Nahrungsstoffe behandeln, ferner soll das Lehrbuch durch ein solches ergänzt werden, das die Funktionen der einzelnen Organe behandelt. —

Die Einteilung ist wieder dieselbe geblieben. Die Kohlenhydrate werden in 10, die Fette, Phosphatide und Sterine in 5, die Eiweißstoffe und ihre Bausteine in 14, die Nukleinstoffe in 2 und der Blut- und Blattfarbstoff ebenfalls in 2 Kapitel behandelt. Durch die Erweiterung hat das Lehrbuch noch stark an Übersichtlichkeit gewonnen. Solch wichtige Abschnitte wie Diabetes oder z. B. die Eiweißstoffe der Pflanzen werden nun in gesonderten Kapiteln behandelt, wie überhaupt die Pflanzenphysiologie eine weitgehende Berücksichtigung gefunden hat. Was das Werk besonders auszeichnet, ist die bei der großen Zahl neuerer Publikationen so schwierige Auswahl der wertvollen Arbeiten. Der Verfasser sagt selbst, dass er aus 20000 Publikationen gewählt hat und man muss ihm beipflichten, dass ihm die Wahl ausgezeichnet gelungen ist. So wertvoll aber auch die Literaturzusammenstellung ist, so tritt sie doch hinter ihrer Verarbeitung weit zurück. Nur mit so umfassenden Kenntnissen, wie sie Abderhalden zur Verfügung stehen, war es möglich, immer das Hypothetische vom Feststehenden zu scheiden und in Fällen noch diskutabler Fragen die verschiedenen Möglichkeiten gegeneinander abzuwägen. Ich verweise hier z. B. auf die schwierige Frage des Verhaltens der von der Darmwand aufgenommenen Abbaustufen der Proteine jenseits des Darmkanals, die im XXV. Kapitel eine interessante Diskussion erfährt. Überhaupt

handelt es sich hier um eine Darstellung der physiologischen Chemie, die zur Lektüre im besten Sinne des Wortes auffordert und die infolge ihrer das Problem nach allen Richtungen beleuchtenden Diskussion zu vielen neueren Arbeiten Anregung geben sollte. Wir sind durch das Abderhalden'sche Lehrbuch und die Czapek'sche Biochemie der Pflanzen im Besitze zweier Standart-Werke, um die uns andere Wissenszweige beneiden können. Vergleichen wir beide, so müssen wir zu der Einsicht gelangen, dass unsere Kenntnisse des Chemismus des tierischen Stoffwechsels der des pflanzlichen schon weit überlegen sind. Die Ursache dieser Erscheinung ist nicht schwer zu finden. Die physiologische Chemie hat sich zu einem gesonderten Arbeitsgebiet in der Hand von chemisch geschulten Medizinern oder reinen Chemikern ausgewachsen, während der Pflanzenstoffwechsel fast immer in das weitverzweigte Gebiet der Botaniker fällt, denen die eingehende Kenntnis der organisch-chemischen Methodik meist noch fehlen muss. Denken wir an die Zeiten vor 10 Jahren zurück, so können wir mit den Fortschritten der physiologischen Chemie wohl zufrieden sein. Unsere Kenntnisse sind nun im Abderhalden'schen Biochemischen Handlexikon wohl geordnet, die Methodik ist im Handbuch der Biochemie den Arbeitsmethoden gut zugänglich, und was wir über Eiweiß und Eiweißstoffwechsel wissen, wie weit wir durch die Arbeiten Willstätter's in den Blattfarbstoff und seine Beziehung zum Blutfarbstoff eingedrungen sind, das steht eben mit dem vor einem Dezennium bekannten in gar keinem Verhältnis. Schon beginnen diese Ergebnisse auch ihren Einfluss auf praktische Fortschritte geltend zu machen. Hier sei nur an die neuen serologischen Erfolge Abderhalden's erinnert, die ihre Einleitung in der Schwangerschaftsdiagnose fanden und nun schon ihre Schatten auf die Diagnose der wichtigsten Krankheiten vorauswerfen, alles Resultate, welche ihren Ausgang von den Fischer'schen Studien über Eiweiß genommen haben Die von Fischer entdeckte Spezifität der Fermentwirkung, hervorgegangen aus einem zu Zeiten noch beschränkten Material der Zuckerchemie, muss als einer der grundlegendsten Fortschritte biologischer Forschung charakterisiert werden. Denn sie gab die Anregung zum Eindringen in die feinsten Mechanismen des Stoffwechsels, in die Wirkungsweise der verschiedenen Organe und ihrer Fermente und Sekretine und schließlich in die der weiteren Ausarbeitung harrenden Spezifität der verschiedenen Eiweißstoffe aller Organe und Gewebe, alles Resultate, die auf rein chemischem Wege nicht zu erschließen gewesen wären. **H. Pringsheim** (Berlin).

Kurse für Meeresforschung an der Zoologischen Station Rovigno (Adria).

Das Institut für Meereskunde veranstaltet in der Zeit vom 9. bis 22. August 1914 einen Kurs für Meeresforschung an der Zoologischen Station in Rovigno. Dieser Kurs bezweckt die Einführung in die Beobachtungs- und Arbeitsmethoden der Hydrographie und Hydrobiologie. Er wird Demonstrationen und Übungen im Laboratorium und Arbeiten in der Natur umfassen. Letztere zerfallen in Küstenstudien und Ausfahrten auf das Meer.

Der Kurs gliedert sich in eine hydrographische Abteilung, die der Abteilungsvorsteher am Institut für Meereskunde und a. o. Professor an der Universität Berlin, Dr. Alfred Merz, leiten wird, und in eine hydrobiologische Abteilung unter der Leitung des Kustos am Institut für Meereskunde und Direktors der Zoologischen Station in Rovigno, Dr. Thilo Krumbach.

Gesuche um Zulassung zum Kurse sind bis zum 20. Juli d. Js. an die Direktion des Instituts für Meereskunde zu richten. Die Anmeldung soll die Angabe enthalten, ob die Teilnahme an beiden Abteilungen oder nur an einer derselben erwünscht ist. Der Kurs ist unentgeltlich, doch sind für den Verbrauch an Chemikalien etc. 20 Mark zu entrichten. Dieser Betrag ist bis zum 1. August d. Js. beim Institut für Meereskunde einzuzahlen.

Nähere Mitteilungen über Wohnungsverhältnisse und Verpflegung erteilt auf Wunsch das Hôtel in Rovigno, das für 6 Kronen (= 5 Mark) den Tag volle Pension geben wird.

Penck,
Direktor des Instituts für Meereskunde.

Biologische Versuchsanstalt der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien.

Seit 1. Januar 1914 ist die Biologische Versuchsanstalt in Wien (II., Prater, Vivarium) in den Besitz der kais. Akademie der Wissenschaften übergegangen. Die biologische Versuchsanstalt dient im weitesten Sinne der experimentellen Erforschung der Organismen, insbesondere der experimentellen Morphologie und Entwickelungsphysiologie, sowie der vergleichenden Physiologie und den Grenzgebieten der Biophysik und Biochemie. Sie ist ein wissenschaftliches Forschungsinstitut und keine Unterrichtsanstalt.

Seitens der Akademie wurde für die Oberleitung ein Kuratorium (J. v. Wiesner Vors.; S. Exner Vors. Stellv., Becke, Hatschek, H. H. Meyer, Molisch, Wegscheider) eingesetzt.

Die Leitung der Anstalt bleibt Hans Przibram und Leopold von Portheim anvertraut. Paul Kammerer wurde zum k. k. Adjunkten ernannt.

Behufs Benützung von Arbeitsplätzen wende man sich an einen Leiter oder an einen Vorstand der unten angeführten Abteilungen.

Für die Belegung eines Arbeitsplatzes auf ein Jahr sind bei ganztägiger Benützung 1000 K, für einen Monat 100 K, bei halbtägiger Benützung für das Jahr 500 K, für einen Monat 50 K zu entrichten (die halbtägige Benützung erfordert nicht die Räumung des Arbeitsplatzes außerhalb der Arbeitszeit).

Von den Bestimmungen über die Taxen ist eine beschränkte Anzahl von Freiplätzen ausgenommen, welche seitens der Leiter und Abteilungsvorstände vergeben werden können.

Außerdem hat sich das k. k. Ministerium für Kultus und Unterricht das Recht vorbehalten, vier Arbeitsplätze, und zwar in der Regel in jeder Abteilung einen, zu vergeben.

In der Anstalt bestehen die folgenden Abteilungen[1]):

Botanische Abteilung (Vorstände: Wilhelm Figdor und Leopold von Portheim).

Physikalisch-chemische Abteilung (Vorstand: Wolfgang Pauli, bis 31. XII. 14).

Physiologische Abteilung (Vorstand: Eugen Steinach).

Zoologische Abteilung (Vorstand: Hans Przibram).

---

[1]) Die Abtrennung einer pflanzenphysiologischen Abteilung mit W. Figdor als Vorstand ist vorgesehen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Juni 1914. № 6.

Inhalt: **Berliner u. Busch**, Über die Züchtung des Rübennematoden (Hetera schachti) Schmidt auf Agar. — **Fischer**, Über Ursachen und Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit der Raupen (Schluss). — **Baunacke**, Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. — **Glock**, Rassenverwandtschaft und Eiweißdifferenzierung. — **Gruber**, Tierunterricht. — Werner Rosenthal, Tierische Immunität.

Über die Züchtung des Rübennematoden (Heterodera schachti) Schmidt auf Agar.

(Mitteilung aus der agrik.-chem. Kontrollstation Halle-Saale, Vorsteher Prof. Dr. H. C. Müller.)

Von Ernst Berliner und Kurt Busch.

(Mit 1 Tafel.)

Obwohl seit der Entdeckung des Rübennematoden durch Schacht im Jahr 1859 eine Unzahl von Beobachtungen über diesen Schädling veröffentlicht worden ist, die uns ein vollständiges Bild seiner Entwickelung geben, kranken alle diese Arbeiten daran, dass sie sich beschränken mussten, mehr oder minder zahlreiche Einzelbeobachtungen an verschiedenen Individuen zu einem Gesamtbilde zu fügen. An der „Versuchsstation für Pflanzenkrankheiten“ in Halle sind deshalb schon seit längerer Zeit auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. H. C. Müller Versuche im Gange, den undurchsichtigen Erdboden, den natürlichen Aufenthalt des Nematoden, durch einen der in der Bakteriologie gebräuchlichen gallertigen Nährboden zu ersetzen, um uns die Möglichkeit zu geben, ein bestimmtes Individuum unter dem Mikroskope zu verfolgen, die Art seines Eindringens in die Wurzel der Wirtspflanze zu studieren und die Veränderungen, welche es im Laufe seines Lebens durchmacht, nach Belieben täglich und stündlich im Bilde festzuhalten. Da auch wir bei der Erprobung von Gallertböden als Keimbett für Sämereien Ge-

legenheit hatten, die Brauchbarkeit der von Herrn Prof. Dr. Müller angeregten Methode festzustellen, sei über unsere Ergebnisse hier kurz berichtet.

Wegen ihrer Sterilität eignete sich am besten die Kieselsäureplatte, für deren Herstellung eine ganze Reihe von Vorschriften bestehen. Es keimen auf ihr Getreide, Leguminosen, Cruciferen, ja sogar der in bezug auf künstliche Keimbetten anspruchsvolle Rübensamen meist sehr gut oder doch in ausreichender Weise, für unsere Zwecke erschien sie jedoch trotz dieser Vorzüge nicht besonders geeignet. Abgesehen davon, dass die Kieselsäuregallerte eine ziemlich sorgsame Pflege erfordert, um stets den gewünschten Wassergehalt aufzuweisen, stört ihre Sprödigkeit, die auf das Vordringen der von den eingekeimten Samen ausgehenden Wurzeln mit Rissen antwortet, welche das mikroskopische Bild beeinträchtigen, sowie die Neigung, Kristalle auszuscheiden und dadurch die Klarheit des Substrates herabzusetzen. Durch die Keimpflanzen werden ferner genügend Nährstoffe in das ja an sich nährstoffreie Keimbett abgegeben, um das Wachstum von Pilzen zu ermöglichen, ein Umstand, der zwar für unsere Zwecke nicht weiter ins Gewicht fällt, aber den Hauptvorzug, den sonst die Kieselsäuregallerte vor Agar und Gelatine hat, illusorisch macht. Da weiter der feste Kieselsäureboden den Nematoden das Vordringen in ihm recht erschwert — die freien Larven und Männchen kommen nur unter Anstrengungen in ihm vorwärts und bleiben oft in den Spalten hängen, während die auf die Oberfläche gestrichenen Eier der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt sind, — blieben nur noch Gelatine und Agar-Agar übrig, von denen die erste auch ausgeschieden wurde, weil sie infolge der Verflüssigung durch die sich einstellenden Pilze schnell den Charakter eines festen Nährbodens verliert und überhaupt kein günstiges Keimbett für unsere Versuche darbot.

Laugt man Agar durch fortgesetztes Waschen recht sorgfältig aus, so bietet er, in der üblichen Weise in Platten gegossen, ein den meisten Nematodenwirtspflanzen zusagendes Keimbett, auf dem sich die Entwickelung von Mikroorganismen in verhältnismäßig bescheidenen Grenzen hält. Da die auftretenden Fadenpilze, Bakterien, Ciliaten und Amöben zunächst fast ausschließlich die Plattenoberfläche besiedeln und erst in älteren Kulturen tiefer eindringen, die Nematodenlarven aber alsbald in die Tiefe gehen und sich dort mit Leichtigkeit bewegen, braucht man nur die umgekehrte Petrischale unter das Mikroskop zu nehmen, um unbehindert durch die auf der Oberfläche wuchernden Organismen, Tiere und Wurzeln der eingekeimten Pflanzen durch den Boden der Schale in völliger Deutlichkeit beobachten zu können. Wir haben Samen von Hafer, Rübsen, Runkelrübe, verschiedenen Wicken- und Kleearten, sterilisiert

und ohne Vorbehandlung, auf Agarplatten zur Aussaat gebracht und dann in Entwickelung begriffene Nematodeneier, teils noch umschlossen von der mütterlichen Hülle, teils in Wasser aufgeschwemmt hinzugefügt: in den meisten Fällen blieben nicht nur die widerstandsfähigeren älteren, sondern auch die erst im Beginn der Furchung befindlichen Stadien ungeschädigt und auch die dem Parasiten gebotenen Keimpflanzen hielten sich so lange frisch, dass seine gesamte Entwickelung vom Ei bis zum Geschlechtstier auf derselben Platte verfolgt werden konnte. Die beigefügten Abbildungen mögen als Beleg für unsere Ausführungen gelten.

Den Zeitpunkt des Eindringens einer Larve in eine Rübsenwurzel sehen wir in Abb. 1. Der Wurm ist mit dem Kopfe bis zum Zentralzylinder vorgedrungen, der größte Teil des Körpers aber befindet sich außerhalb der Wurzel und schmiegt sich dieser in charakteristischer Weise als Ektoparasit an, ein Fall, der übrigens neben dem als Norm angesehenen vollständigen Eindringen in das pflanzliche Gewebe recht häufig vorkommt. Nach mehreren durch reichliche Nahrungsaufnahme ausgefüllten Tagen schwillt das Tier zu dem in der folgenden Abbildung durch zwei Individuen verkörperten unbeweglichen parasitären Larvenstadium auf, welches, sofern es sich um ein männliches Exemplar handelt, unverzüglich in das sogen. Puppenstadium übergeht. In Abb. 3 hat sich die alte, als Puppenhülle dienende Haut vollständig von dem Inhalte abgehoben, dessen Verwandlung wir an der Hand der Abb. 3, 4 u. 5 am gleichen Individuum verfolgen können. Die Aufnahme 4 erfolgte vier Tage, die von 5 acht Tage nach Aufnahme 3. In 4 hat sich der Wurm schon bedeutend gestreckt und aus Mangel an Platz in mehrfachen Windungen aufgerollt, in Abb. 5 ist die Metamorphose beendet, das fast 1 mm lange, also die Larve um mehr als das doppelte an Länge übertreffende Männchen krümmt sich lebhaft, um die Hülle zu sprengen und die Suche nach einem Weibchen aufzunehmen. Ein solches ist in fast geschlechtsreifem Zustande in Abb. 6 dargestellt.

Zu den Bildern sei noch bemerkt, dass es sich nur um Gelegenheitsaufnahmen handelt, deren Qualität durch die Benutzung gewöhnlicher Petrischalen aus dickem, unreinem Glase sowie eines für photographische Aufnahmen nicht bestimmten Mikroskopes und mangelhafter Beleuchtung beeinträchtigt ist, es unterliegt aber keinem Zweifel, dass sich unter günstigeren Bedingungen Aufnahmen erzielen lassen, die alle im Mikroskope dem Auge sichtbaren Einzelheiten auf der Platte wiedergeben. Da es nicht in unserer Absicht liegt, die Versuche mit *Heterodera schachti* fortzusetzen, mögen noch einige Beobachtungen Erwähnung finden, die eine kleine Erweiterung unserer biologischen Kenntnisse bedeuten.

Der Mundstachel der parasitischen und — soweit ihn diese überhaupt besitzen — auch der semiparasitischen Nematoden wird allgemein als ein Apparat zum Eindringen in Pflanzengewebe aufgefasst. So schildert der gewiss sorgfältige Strubell[1]), wie die Larve von *Heterodera schachti* „beständig den Stachel vor- und rückwärts stoßend" durch den Erdboden wandert und sich vermittelst dieses „beträchtlich ausgebildeten" Organs „in die Wurzelfasern der Rübe einbohrt, indem sie durch unausgesetzte Stoßbewegungen die derbe Epidermis der Pflanze zum Reißen bringt", ein Vorgang, den er sicherlich nie beobachtet hat, der ihm aber so selbstverständlich schien, dass er ihn wie eine einwandfrei festgestellte Tatsache mitteilt. Auch Marcinowski[2]) folgt dieser landläufigen Auffassung von der Funktion des Nematodenstachels, weist allerdings schon auf den Widerspruch hin, dass gerade die eigentlichen Parasiten diesen in schwächerer Ausbildung besitzen als andere freilebende, nur gelegentlich in Pflanzen eindringende Formen.

Wir haben nun niemals unter den Hunderten von Larven auch nur eine gefunden, die sich auf ihrer Wanderung in Agar oder Kieselsäure des Stachels bedient hätte und es ist kaum anzunehmen, dass sich die Tiere im Erdboden anders verhalten, denn auch durch die Berührung fester Gegenstände, wie der Wandung der Petrischale, Sandteilchen oder Wurzeln wurde ein Reiz zum Vorstoß des Stachels nicht ausgelöst. Bei günstiger Gelegenheit sieht man auf den Agarplatten sechs und mehr Larven in einem einzigen Gesichtsfelde, die sich bemühen, in das Wurzelgewebe der ihnen gebotenen Keimlinge einzudringen. Sie stemmen die festgefügte Kopfkappe gegen den betreffenden Wurzelteil, mit dem Hinterende einen Stützpunkt suchend und die gesamte stark entwickelte Muskulatur sichtlich anspannend. Wie groß der Kraftaufwand hierbei ist, kann man daran ermessen, dass die Tiere, wenn sie plötzlich abrutschen, oft eine ganze Strecke durch den weichen Agar fortgeschleudert werden. Um ihnen einen besseren Halt zu geben, setzten wir dem Agar sterilen Quarzsand in möglichst gleichmäßiger Verteilung zu — wir sehen auf den Abbildungen 3—6 einige Sandkörnchen —, aber selbst dann vermochten die Nematoden nicht die unverletzte Wurzelepidermis zu durchstoßen. Wo wir einen Wurm in gesundes Zellengewebe eindringen sahen, waren stets Verletzungen der äußersten Zellschichten vorhanden, wie sie bei dem Durchbruch der Seitenwurzeln aus dem Zentralzylinder und durch die dem Agar zugesetzten scharfkantigen Quarzkörnchen entstehen. Wir glauben

1) A. Strubell, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Rübennematoden *Heterodera schachtii* Schmidt. Bibliotheca zoolog. Heft 2, 1888.

2) K. Marcinowski, Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. Arb. Biol. Anst. Land- u. Forstw. VII. Bd., 1910.

auf Grund sorgfältiger Beobachtungen behaupten zu dürfen, dass der Rübennematode im vollen Gegensatze zu den bisherigen Anschauungen nur durch Verletzungen der Wurzelepidermis, wie sie an im Erdboden wachsenden Pflanzen durch Bodenteilchen, Bakterienangriffe, Tierfraß und durchbrechende Seitenwurzeln sicher zahlreich verursacht werden, eindringt. Er erweitert diese bereits vorhandenen Eingangspforten mit der Kopfkappe und vermag nun allerdings die zarteren Membranen der inneren Zellagen zu durchstoßen, alles aber ohne Benutzung des Mundstachels.

In schwachen Wurzeln lässt sich der Weg der Larve mikroskopisch recht gut verfolgen. Wir sehen die Zellwände vor dem andringenden Tiere sich weit ausbuchten und schließlich nach Überschreiten der Elastizitätsgrenze zerreißen. Wie es scheint, kommt es der Larve weniger darauf an, ihren ganzen Körper im Wurzelgewebe zu bergen als vielmehr das den Zentralzylinder umkleidende Endoderm zu erreichen. Dringt sie senkrecht zur Längsachse der Wurzel ein, so bleibt meist, je nach der Pflanzenart und dem Durchmesser der Wurzel, ein mehr oder minder großer Teil des Körpers außerhalb des Wirtsgewebes und das Tier entwickelt sich als Ektoparasit, findet dagegen der Vorstoß im spitzen Winkel zum Zentralzylinder statt, so hat die Larve einen weiteren Weg bis zu diesem zurückzulegen und sie wird zum Endoparasiten, wenigstens solange, bis durch die fortschreitende Turgeszenz des Körpers das Wirtsgewebe aufplatzt und den Parasiten freilegt, was bei den gewaltig anschwellenden Weibchen stets, bei den Männchen seltener geschieht.

Ist eine Larve im Innern einer Wurzel zur Ruhe gekommen, so tritt sofort der bis dahin unbenutzte Mundstachel in lebhafte Tätigkeit. In kurzen rhythmischen Stößen wird er bis etwa zu einem Drittel seiner Gesamtlänge in den Plasmakörper der den Kopf umschließenden Zelle gestoßen und wieder eingezogen, Hand in Hand mit seinen Bewegungen erfolgt ein Zusammenziehen und Erweitern des Oesophagealbulbus, der offenbar auf diese Art die flüssigen Plasmabestandteile durch den engen Stachelkanal ansaugt. Die nach Strubell in den oberen Teil des Oesophagus mündende „Stacheldrüse“ dient vielleicht zur Aufbereitung (Verflüssigung?) des pflanzlichen Plasmas, das wohl mit dem Zellsafte die einzige Nahrung der heranwachsenden Larve darstellt. Dass der Stachel als Saugorgan nicht besonders fest zu sein braucht, leuchtet ein. Und er ist es auch gar nicht! Strubell erwähnt, dass er die Spitze des Stachels, wenn sie auf einen festen Gegenstand stieß, mit der nachfolgenden Partie einen Winkel von fast 100° machen sah, ohne dass allerdings ein Bruch erfolgte und wir sahen sogar schon bei scharfen Einknickungen des Kopfendes eines noch in der

Puppenhülle befindlichen Männchens den Stachel im Kopfe sich säbelförmig krummbiegen. Der Mundstachel der *Heterodera schachti* ist also zwar entsprechend seiner chitinigen Zusammensetzung sehr elastisch, aber durchaus nicht fest und starr, was zum Durchstoßen fester Membranen unbedingt notwendig wäre. Und nehmen wir einmal an, der Parasit könnte mit dem Stachel die derbe Wurzelepidermis durchbohren, was wäre damit erreicht? Es entstände eine äußerst kleine Öffnung, welche die Festigkeit der Epidermis in keiner Weise beeinträchtigte und vielleicht einem Bakterium, aber niemals einem Organismus von der Größe der Nematodenlarve den Eingang gestattete. Bei der stumpfen Form des Vorderendes der Larven ist auch nicht daran zu denken, dass diese etwa durch allmähliche Erweiterung der geschaffenen Öffnung sich hineinzwängte.

Fassen wir auch den Mundstachel der halbparasitischen Nematoden nur als der Ernährung dienendes Saugorgan auf, so verstehen wir auch seine derbere Beschaffenheit. Gebrauchen die echten Parasiten diesen Apparat erst, wenn der Kopf bereits in einer Zelle steckt und allseitig von Plasma und Zellsaft umgeben ist, so werden die bestachelten Halbparasiten ihre Waffe entsprechend ihrer beweglicheren Lebensweise nicht immer unter gleich günstigen Bedingungen benutzen. Sie werden die von ihnen bevorzugten mehr oder minder weit in Zersetzung begriffenen Pflanzenteile bald von außen anstechen, was bei deren Beschaffenheit weniger Schwierigkeiten bietet als bei Angriffen auf gesundes Gewebe, bald werden sie, in dem kranken Gewebe umherwandernd, verschiedenen Stellen ihre Nahrung entnehmen, ein Modus, der ihren Mundstachel auch zuweilen mit festeren Zellbestandteilen in Berührung bringen muss.

Auch zur Frage der Entwickelungsmöglichkeit des Rübennematoden außerhalb gesunden Pflanzengewebes können wir einen kleinen Beitrag beisteuern. Strubell gibt an, in bloßer humusreicher Erde Larven in spätere Stadien (geschlechtsreife Weibchen und „fast fertig ausgebildete Männchen“) übergeführt zu haben. Auf den von uns benutzten Agarplatten fand niemals eine Weiterentwickelung der Jugendstadien außerhalb von pflanzlichem Gewebe statt. Die nicht in Wurzeln eingedrungenen Larven verhungern eher, als dass sie versuchten, aus dem Agar oder etwa aus den gewiss leicht anzustechenden Pilzfäden und Wurzelhaaren Nahrung aufzunehmen. 14 Tage wohl reichen die hauptsächlich im Darm aufgespeicherten Reservestoffe, die die Larve aus dem Ei mitnimmt, währenddem wird der Körper immer zarter und durchsichtiger, die Darmzellen bekommen Vakuolen, die Bewegungen werden matter, bis schließlich das Tier an Erschöpfung zugrunde geht, ohne seine larvale Natur nur im geringsten geändert zu haben. Der Wider-

spruch zwischen Strubell's und unseren Erfahrungen wird aber durch folgende Beobachtung aufgeklärt:

Die Wurzel, in der sich die in Abb. 2 dargestellten Tiere niederließen, ging, wie auch die Abbildung erkennen lässt, unmittelbar darauf sehr schnell in Zersetzung über. Vier Tage blieben die eingedrungenen Larven unverändert, um am fünften zu dem im Bilde festgehaltenen Umfange anzuschwellen. Während nun die untere Larve offenbar aus Nahrungsmangel auf diesem Stadium stehen blieb und allmählich verhungerte, wie aus dem Verschwinden der körnigen Inhaltsstoffe und dem Auftreten größerer und kleinerer Hohlräume im Körper gefolgert werden konnte, verwandelte sich das andere Exemplar in weiteren fünf Tagen in eine männliche Puppe, in welcher sich der wachsende Wurm bald lebhaft hin- und herwand. Die Längsstreckung des Tieres hörte aber merkwürdigerweise schnell wieder auf. Zwei Tage später hat das wenig mehr als die Hälfte der normalen Länge messende Männchen mit der Kopfkappe die alte Larvenhaut durchbrochen und saugt eifrig in der oben beschriebenen Manier; man erkennt durch das in seinen Umrissen noch angedeutete Wurzelgewebe die für das Männchen charakteristische Mundstachelform und die beiden bei der Begattung eine Rolle spielenden Spicula. In den folgenden fünf Tagen verändert das Tier seine Lage innerhalb der Puppenhülle mehrfach, indem es bald durch die Öffnung am Kopfende der alten Haut Nahrung aufnimmt, bald sich umwendet und sein enges Gefängnis am hinteren Ende zu sprengen sucht. Am sechsten Tage ist die Puppenhaut der Länge nach aufgeplatzt und der Wurm in einiger Entfernung im Agar auf der Wanderung begriffen. Wie jetzt nochmals konstatiert wird, ist das Männchen, abgesehen von seiner abnormalen Kürze vollständig ausgebildet. Es wurde mittels einer Präpariernadel in die Nähe eines geschlechtsreifen Weibchens gebracht, doch konnte eine Begattung nicht bemerkt werden. Wir haben hier also den Fall, dass sich in mindestens im Absterben begriffenen Wurzelteilen ein lebensfähiges, allerdings nur zwergenhaftes Geschlechtstier entwickelte. Zur Kontrolle zerschnitten wir später in Agar gewachsene Wurzeln in mehrere 3—5 mm lange Teile und beobachteten auch hier, je nach dem Erhaltungszustand der abgetrennten Stücke eine mehr oder minder weitgehende Metamorphose der eingedrungenen Larven. So mögen auch in Strubell's Erde relativ gut erhaltene Pflanzenteile gewesen sein, welche den ja ausgesprochen polyphagen Parasiten die notdürftigste Nahrung boten. Gelegentliche Mitteilungen aus der Praxis scheinen diese Erklärung zu bestätigen.

Wir ziehen es vor, auf die Veröffentlichung einer Reihe weiterer Beobachtungen zu verzichten, da sie der Nachprüfung bedürfen und die „Versuchsstation für Pflanzenkrankheiten“ in Halle a./S. auf dem

gleichen Gebiete arbeitet. Es sei uns nur noch gestattet, dem etwaigen Einwande zu begegnen, dass ein Experimentieren unter derartig künstlichen Verhältnissen wenig Wert habe. Gewiss lassen sich wie bei jedem Laboratoriumsversuche so besonders in unserem Falle die Ergebnisse durchaus nicht unmittelbar auf die natürlichen Verhältnisse übertragen, und doch können wir gerade mit Hilfe solcher oft unnatürlicher, dafür aber von uns innerhalb gewisser Grenzen regulierbarer Bedingungen vielen Fragen überhaupt erst ernsthaft zu Leibe gehen. Dass z. B. die Vermutung einer chemotaktischen Fernwirkung der Pflanzenwurzeln auf die Nematodenlarven wahrscheinlich zu Recht besteht, lehrt das Verhalten der Tiere auf einer mit Rübsen besäten Agarplatte. Ob dieser Reiz nur von den Wurzeln der als Wirte des Rübennematoden bekannten Pflanzen ausgeht oder ob die Wurzeln aller Pflanzenarten durch ihre Ausscheidungen die Larven anlocken, die Mehrzahl von ihnen aber gegen deren Angriffe geschützt ist, sei es rein mechanisch durch die Festigkeit ihrer Gewebe, sei es durch Abwehrstoffe, die sie produzieren oder durch das Fehlen einer für jene unentbehrlichen Nahrungsquelle, diese für eine erfolgreiche Bekämpfung des Schädlings geradezu fundamentale Frage muss sich auf dem angedeuteten Wege ebenso entscheiden lassen wie die Lehre von der Bildung biologischer Rassen von *Heterodera* infolge längerer Gewöhnung an eine bestimmte Pflanzenart — man unterscheidet vielfach zwischen einer Rüben-, Hafer- und Leguminosenrasse — und andere noch der Bestätigung durch den exakten Versuch harrende Lehrsätze.

Tafelerklärung.

Abb. 2, 3, 5 und 6 wurden mit Zeiß Obj. C Okul. 2, Abb. 1 und 4 mit Zeiß Obj. C Okul. 4 aufgenommen.

Abb. 1. Erstes Larvenstadium von *Heterodera schachti* in eine schon stark zersetzte Wurzel eindringend. Das Vorderende wird durch den Zentralzylinder der Wurzel verdeckt.

Abb. 2. Zwei unbewegliche Larvenstadien von *Heterodera schachti* an einer ebenfalls im Absterben begriffenen Wurzel. Während das untere Exemplar zugrunde ging, entwickelte sich das obere, größere zu einem allerdings infolge der ungünstigen Ernährungsverhältnisse nur zwergenhaften Männchen.

Abb. 3, 4 und 5. Aufnahmen einer männlichen Puppe. Die in der Nähe der Wurzel befindlichen Quarzkörnchen erleichterten der Larve das Eindringen in das Wurzelgewebe.

Abb. 3. Beginn der Differenzierung des Larvenkörpers innerhalb der als Puppenhülle dienenden alten Larvenhaut.

Abb. 4. Dieselbe Puppe vier Tage später. Der Wurm liegt aufgerollt in der Hülle.

Abb. 5. Dasselbe Individuum nach weiteren vier Tagen. Die Metamorphose ist beendet, das Männchen steht im Begriff, die Puppenhaut zu sprengen. Der zur Zeit der Aufnahme 3 noch sterile Agar ist vielfach von Pilzhyphen durchzogen.

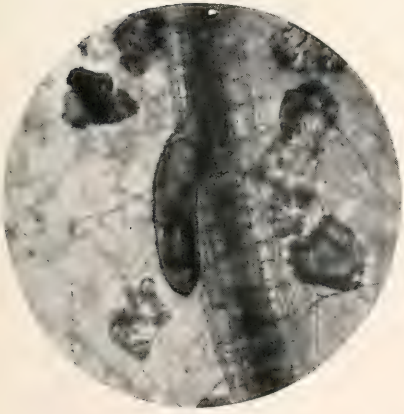
Abb. 6. Junges Weibchen von *Heterodera schachti*, welches zwei Quarzkörnchen als Stützpunkte benutzend, an der Durchbruchsstelle einer Seitenwurzel eingedrungen ist.

1

2

3

4



5

6

E. Berliner und K. Busch, Halle a. S.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Über die Ursachen und Symptome der Flacherie und Polyederkrankheit der Raupen.

Von Dr. med. E. Fischer in Zürich.

(Schluss.)

Warum werden denn für die Aufzucht der Raupen und ganz besonders der Seidenspinnerraupen so peinliche strenge Vorschriften aufgestellt, weshalb wird gerade bei *Bombyx mori* L. das Auftreten von Krankheiten (Flacherie, Gelbsucht u. a.) auf irrationelles Zuchtverfahren zurückgeführt? Dies betrifft doch offenbar in hohem Maße jene Umstände, die Verson bloß als Gelegenheits-Ursachen bezeichnet. Bei dem, was Verson unter Prä-Disposition alles zusammenfasst, handelt es sich übrigens vielfach auch nur um erworbene (nicht um angestammte) Disposition; es verhält sich da in einem erheblichen Prozentsatze der Fälle ähnlich wie bei jenen menschlichen Krankheiten, von denen man früher und bis in die neuere Zeit hinein glaubte, es handle sich um etwas Angeborenes, gegen das man nichts mehr ausrichten könne, während jetzt durch den Erfolg bewiesen wird, dass es erworbene Leiden sind. Selbst auf dem ominösen Gebiete der Geisteskrankheiten hat sich die Theorie von der angeborenen familiären Prädisposition und ererbten Erkrankungen als nicht mehr durchweg haltbar erwiesen; in recht vielen Fällen hat die neuere Forschung ergeben, dass es sich einfach um die Folgen gewisser Schädlichkeiten oder um frühzeitige Infektion handelt. —

Es wurde bereits im I. Abschnitte gesagt, dass der gewöhnliche Durchfall durch zu saftreiches Futter erzeugt werde und bei längerem Andauern zu Flacherie und Polyederkrankheit führen könne und der unter 13 angeführte Fall dürfte diesen Vorgang ausreichend illustriert haben.

In den meisten Fällen verhält es sich aber so, dass sehr fleischige Blätter, wie z. B. Löwenzahn, Salat, Spinat und ähnliche, wie solche besonders bei den an niederen Pflanzen lebenden Arten gerne verwendet werden, selbst wenn sie nicht in Wasser gestellt sind, aber frisch zum Verbrauche gelangen, zunächst einen reinen Durchfall erzeugen. Die Raupenzüchter verwenden eben gerne frische Kräuter, denn wenn man sie herbeigeschafft hat, so will man sie auch verwenden, weil auch die Raupen mit viel größerer Lust solche frische Blätter verzehren und infolge des Saftgehaltes nach vielfacher Ansicht und Hoffnung des Züchters auch größere, mastigere Puppen und Falter ergeben könnten. Tritt nun Durchfall wider Erwarten ein, so zeigt er sich meistens so auffallend, oft sogar derart stark, dass der Züchter überrascht ist und baldigst Abhilfe schafft durch Verwendung abgewelkter, ja fast trockener Blätter. Die günstige Wirkung bleibt in der Regel auch nicht aus

und die Raupen bequemen sich, wenn vielleicht auch nach einigem Zögern, zu dieser Trockenkost; Standfuß hat bereits angeführt, dass gewisse Raupenarten in der freien Natur gewohnheitsmäßig den Hauptnerv des Blattes durchnagen und dadurch das Blatt zum Abwelken bringen, ehe sie es fressen. Wohl aus dem gleichen Grunde legen die Weibchen mancher Art ihre Eier fast nur auf magere Exemplare ihrer Nährpflanze.

In der Regel aber entwickelt sich Flacherie und Polyederkrankheit dort in ausgedehntem Maße, wo nicht gerade saftreiche, sondern eher saftarme, mehr derbblätterige Pflanzenarten verfüttert werden. Diese enthalten, selbst wenn die Zweige in Wasser gestellt werden, doch nicht so viel Wasser in den Blättern, dass ein merkbarer Durchfall entstünde[8]); aber gerade das Ausbleiben eines akuten Durchfalls, der eine Störung beizeiten signalisieren würde, ist hier verhängnisvoll, weil der Züchter glaubt, es gehe alles glatt von statten. In Wirklichkeit wird aber je länger je mehr das Blattplasma durch das eingedrungene Wasser verändert und verdirbt den Raupen die Verdauung und direkt oder indirekt auch noch den Stoffwechsel und präpariert so langsam und zunächst unauffällig aber sicher den Boden für Flacherie und Polyederkrankheit[9]). Sehr oft bemerkt man nach einiger Zeit erst, je nach der verwendeten Raupen- und Pflanzenart und der Häufigkeit des Futterwechsels, bald mehr bald weniger leise Störungen der Darmfunktion; es ist z. B. das Exkrement nicht mehr trocken und hart, es wird bei einigen Raupen etwas größer, weicher, und zeigt namentlich die Einkerbungen etwas undeutlicher oder auch fast gar nicht mehr. Am einen Ende der ausgestoßenen Darmschlacke ist mitunter ein ganz kleines feines Fädchen zu bemerken, oder zwei und mehrere Exkremente sind bei dieser oder jener Raupe durch ein solches Fädchen miteinander verbunden, wie dies schon früher erwähnt wurde. Noch bevor es übrigens so weit gekommen, wird man bei genügender Aufmerksamkeit bei sehr vielen Raupenarten den

8) Nach den gemachten Beobachtungen lässt sich wohl sagen, dass beim akuten reinen Durchfall der hohe Wassergehalt die Hauptursache, die Plasmaveränderung die Nebensache ist, dass es sich dagegen bei der Flacherie und Polyederkrankheit umgekehrt verhält!

9) Es mag vielleicht befremden, dass nach den bisher gebrachten Ausführungen die Flacherie und die Polyedrosis durch die gleichen äußeren Einflüsse, also durch die gleichen primären Ursachen herbeigeführt werden sollen. Da aber, wie ich schon im Schlussatze des III. Abschnittes andeutete, nach den beim Seidenspinner und 1913 bei von mir gezüchteten Argynnisraupen (*A. paphia* L. und *A. pandora* Schiff.) von Direktor Bolle gemachten Beobachtungen die Flacherie und die Polyederkrankheit sich gegenseitig ausschließen, indem bei echter Flacherie niemals auch Polyeder auftreten, so liegt nach Direktor Bolle die Vermutung nahe, dass die echte Flacherie nur eine besondere Form der Polyederkrankheit sein könnte. Diese sehr interessante und wichtige Frage ist jedenfalls noch weiterer Aufklärung wert!

aromatisch-süßlichen Flieder- oder Holundergeruch schon wahrnehmen können, falls man dafür sorgt, das er sich etwa im Zeitraume von 2—4 Stunden nicht verflüchtigen kann.

Werden nun die Raupen weiter mit in Wasser gestelltem und nicht oft genug erneuertem Futter versehen, oder länger noch in Glas- und Blechgefäßen gehalten, oder tritt gar Regenwetter ein, so bekommt der anfänglich aromatische Geruch einen etwas stechenden Charakter und kann sogar bald widerlich werden. Jetzt ist die Gefahr sehr nahe und verrät sich wohl meistens bei einzelnen Raupen durch Unruhe oder Unlust zum Fressen; sie sitzen oft auffallend lange am gleichen Fleck, oder sie beginnen in bisher nicht gewöhnter Weise sich mehr in die Höhe zu begeben, an die Wände und den Deckel des Behälters, oder sie halten sich noch an den Pflanzenstengeln auf, machen aber dort etwas lange Ruhepausen und ziehen während denselben Kopf und Brustfüße nicht oder nicht kräftig genug ein, wie das eine gesunde Raupe bekanntlich zu tun pflegt, oder die Brustfüße sind wenigstens in einer etwas gelockerten, fast nachlässigen Haltung, der Kopf ein bißchen vorgeschoben; die Raupe macht einen geradezu „nachdenklichen" Eindruck, „sie studiert", wie ich mich jeweilen auszudrücken pflege, und diese nachdenkliche Haltung ist unter allen Umständen bedenklich!

Zu den Arten, die bei Aufzucht in Gefangenschaft (in Gefäßen und Kästen) hierin Schwierigkeiten bieten, gehören unter vielen anderen außer *Parnassius apollo* L. auch *Papilio machaon* L., sodann die *Deilephila*-Arten (Schwärmer), die Saturniden und Arctiiden (Bärenspinner)[10]).

Ab und zu bekommt man zwar sogar ein kleines Loblied auf das Wasserverfahren zu hören, bei dem die Zucht von Anfang bis zum Ende (sogar mehr als eine Generation hindurch) ohne Anstand verlief. Aber häufiger als diese Lobpreisungen sind die Klagelieder über das Einfrischen und über die Zuchtergebnisse in Glaszylindern, und man würde wohl noch viel mehr über dergleichen Misserfolge erfahren, wenn die Züchter die schlimmen Resultate nicht so oft in stiller Resignation für sich behielten, während, was ja psychologisch nur allzu begreiflich ist, andererseits die meisten bei der genannten Methode erzielten Glücksfälle als Beweise des Gegenteils mit besonderer Vorliebe bekannt gemacht werden. Aber es wird bei diesen letzteren Fällen nur zu oft übersehen, unter welchen besonderen Umständen die Zucht bei oder trotz dem beständigen Einfrischen der Nahrung verlief. Pflanzen mit von Natur aus harten, spröden, saftarmen Blättern, wie etwa Buche, Birke, Hasel, Birne,

10) Es wird wohl seine guten Gründe haben, wenn in neuester Zeit K. Vorbrodt („Die Schm. d. Schweiz", Bern 1913) z. B. für herangewachsene Bärenraupen stark gewelkte, für die jungen sogar völlig dürre Blätter als Nahrung empfiehlt!

Eiche u. dgl. m. nehmen ohnehin sehr wenig Wasser auf und die Zersetzbarkeit des Plasmas ist zufolge der derben Beschaffenheit in der Regel wohl gar nicht in dem Maße möglich, wie bei weich- und dickblätterigen Pflanzen. Schon bei Weiden, Linden und Pappeln zeigt sich bereits eine auffallende Empfindlichkeit und die mehr oder weniger krautartigen Gewächse – von dem schon genannten Sedum gar nicht zu reden — können durch Einstellen in Wasser für die Raupen zu wahren „Giftpflanzen" werden.

Um nur einen eklatanten Gegensatz als Beispiel zu nennen:

Die Raupe der Wintergeneration von *Charaxes jasius* L. lässt sich mit den lederigen Blättern des Erdbeerbaumes sehr gut züchten, selbst wenn die Zweige 2 – 3 Wochen in Wasser stehen. Die Wasseraufnahme ist aber allerdings eine merkwürdig geringe und diese Blätter vermögen sich auch ohne Einfrischen lange Zeit frisch zu erhalten. Aber es möge jemand versuchen, z. B. Raupen von Schwärmerarten oder etwa von *Parameis cardui* L. (mit Disteln gefüttert), von Saturniden u. a. mit in Wasser gestelltem und nur jeden zweiten oder dritten Tag erneuertem Futter zu erziehen: er wird jedenfalls, sofern er diese Methode stets anwendet, mehr negative Resultate als positive Erfolge zu verzeichnen haben und nicht selten arge Enttäuschungen erleben.

Übrigens ist es mit den Zuchten der meisten Lepidopterophilen eine eigene Sache: im großen und ganzen sind sie vollauf befriedigt und froh, wenn sie die Raupen und Puppen so weit bringen, dass sie schließlich wenigstens eine Anzahl Falter, wenn vielleicht auch nur 50 oder gar 10% erhalten, die sie als Sammlungs- oder Tauschobjekte verwenden können. Seltener gelingt es dabei, die Zucht verlustlos zu Ende zu führen oder solche Falter durch Paarung erfolgreich weiter zu züchten, und wo dies nötig oder wünschenswert erscheint, wird seit langem schon die Zucht der Raupen unter Stoffbeutel auf lebenden Freilandpflanzen dringend empfohlen. Der Grund, warum bei diesem Zuchtverfahren denn auch viel gesundere, robustere Falter unter weit geringeren Verlusten resultieren als bei der Kastenzucht, selbst wenn diese in der Freiluft erfolgt, dürfte auf der Hand liegen.

Gegenüber diesen Tatsachen können Ausnahmen nicht sehr ins Gewicht fallen und sind nicht imstande, die Regel als ungültig darzutun: auf ihre besonderen Gründe wird im folgenden noch zurückzukommen sein.

Der Umstand übrigens, dass nach den neueren Beobachtungen verschiedener Forscher die Polyederkrankheit als eine enorm verbreitete sich herausstellte und dass sie auch bei den Raupenzuchten so oft und so leicht losbricht, wenn die auslösenden äußeren Ursachen, wie unrichtige Ernährung, Witterungsextreme etc. in Aktion treten, legt m. E. die Annahme sehr nahe, dass die Polyeder, die

ich für den Infektionsstoff halte, ebenso sehr verbreitet ja vielleicht ubiquetär sind und dass sie sehr wahrscheinlich in vielen Raupen und anderen Insekten zunächst nur als harmlose Parasiten (in einem Latenzstadium) sich aufhalten und erst bei Störungen der Verdauung oder des Stoffwechsels aktiv zu werden beginnen und sich vermehren, andererseits aber durch verbesserte Lebensbedingungen sogar wieder in Schach gehalten werden können, wie u. a. schon mein erwähnter *jasius*-Fall zeigte und wie ich in letzten Jahren wiederholt durch Kontrollversuche nachweisen konnte. Escherich ist auf Grund seiner mikroskopischen Feststellungen zu einer ähnlichen Auffassung gekommen und spricht von einem latenten Stadium der Polyederkrankheit, deren Verlauf auch nach seiner Überzeugung sehr von äußeren Einflüssen abhängig ist.

Gegen die oben ausgesprochene Annahme können positiv ausgefallene Impfversuche nicht sprechen, weil eine Stichimpfung eine viel zu grobe Infektionsform darstellt, bei der die natürlichen Schutzmittel des Organismus direkt umgangen werden. Ich erinnere u. a. z. B. an das Meerschweinchen, das höchst selten „spontan" an Tuberkulose erkrankt, aber nach Impfung ihr sehr leicht zum Opfer fällt! — Für die gemachte Annahme spricht ferner das vielfach negative Resultat bei Infektionsversuchen mit infiziertem Futter. Diese gerade zeigen, dass die bloße Anwesenheit der Polyeder im Darme noch nicht genügt, sofern man nicht die Methode Bolle's anwendet und schon die ganz jungen, eben dem Ei entschlüpften Räupchen 3 Tage lang mit infiziertem Futter ernährt, gegen das ihre zarten Verdauungsorgane offenbar noch nicht genügend resistent sind.

Es ist daher nach den vorgebrachten Tatsachen nicht richtig, wenn jedesmal dort, wo Polyeder in geringer Zahl entdeckt werden, auch schon von Polyederkrankheit gesprochen wird; Infektion ist noch nicht gleichbedeutend mit Erkrankung, und wie bei anderen infektiösen Zuständen kann es sehr wohl auch unter den Raupen viele Individuen geben, die bloß sogen. Polyederträger sind.

Da die Entwickelung der Raupen in der Natur sowohl wie bei der Zucht zu einem großen Teil nicht unter optimalen Lebensbedingungen verlaufen kann, so ist es verständlich und auch durch die Erfahrung genugsam erwiesen, dass noch eine Anzahl anderer äußerer und innerer Krankheitsursachen bestehen, die im folgenden noch berührt werden sollen.

Im unmittelbaren Anschlusse an die soeben besprochene Nahrungsalteration durch „Verwässerung" und anderweitige Zersetzung des Blattplasmas ist zunächst auch des Standortes der vom Züchter zur Ernährung der Raupen gewählten Pflanze zu gedenken, eines Umstandes, der gewiss viel zu wenig beachtet wird. Die

physico-chemische Beschaffenheit des Bodens, aus dem diese Pflanze gerade ihren Nahrungsbedarf zu entnehmen genötigt ist, ist auf das Gedeihen der Raupen nicht ohne Einfluss. Da wären in erster Linie zu nennen: ungeeigneter Grund, Stagnation des Bodenwassers, Einsickern von Wasser, das nachteilige oder im Überschuss in ihm gelöste Stoffe enthält, ferner zu reichliche Düngung mit Jauche, Kunstdünger, Chilisalpeter u. dgl. m., wie solche heutzutage vielfach im Übermaße verwendet werden; die Toleranzgrenze wird dabei nur allzuleicht und ohne Bedenken, nicht aber ohne Schaden, überschritten. Naturgemäß kommt es dabei auch auf die Pflanzenart an; Coniferen, Möhren u. a. ertragen bekanntlich Düngung mit Jauche und Mist etc. recht schlecht und gehen häufig sehr bald an deren Wirkung zugrunde; aber auch manch andere Art wird durch solches Mästen und Treiben geradezu ruiniert und vergiftet. — Eine interessante hierher gehörende Beobachtung hatte ich in letzten 5 Jahren zu machen Gelegenheit: so oft ich von einem bestimmten stattlichen Weidenbaume, der in einer etwas eingesenkten Stelle des Bodens stand, Blätter für Raupenzucht verwendete, erkrankte stets eine nicht geringe Zahl derselben, ganz gleichgültig, welcher Spezies sie angehörten, selbst wenn ich täglich 2—3mal frische, gesund aussehende Zweige davon anwendete. Von der ganz gleichen Weidenart fand sich ein fast ebenso großes Exemplar in 8 Minuten Entfernung davon auf einem anders beschaffenen Untergrunde und niemals verursachten die Blätter dieser Pflanze bei den Raupen nennenswerte Störungen; im Gegenteil, die durch die zuerst genannte Pflanze erzeugten Schädigungen konnten durch diese zweite sogar wieder rückgängig gemacht werden, wenn ich noch beizeiten eingriff. Bei der ersten Pflanze musste also irgend etwas nicht in Ordnung sein und allem Anscheine nach lag die Ursache in der Beschaffenheit des Bodens. Ich konnte ermitteln, dass unter der Humusschicht und auf der einen Seite eine dicke Lehmschicht liegt, die offenbar das eindringende Wasser zur Stagnation zwingt und dadurch wahrscheinlich Wurzelfäule o. dgl. bedingt hat. Aufgefallen ist mir, dass die Blätter jenes Weidenbaumes jeden Sommer, etwa von Mitte Juni an zum großen Teil eine weißlichgelbe Verfärbung zu beiden Seiten der Mittelrippe zu zeigen beginnen und die Untersuchung ergab, dass dort auf der Unterseite zahllose Milben sich angesammelt hatten, und das ist ohne Zweifel ein Anzeichen dafür, dass die Blätter in physischer und chemischer Hinsicht nicht richtig beschaffen sind, also eine Schwäche aufweisen und den Schmarotzern keinen Widerstand zu bieten vermögen, denn eine gesunde Weide wird nicht von dergleichen Ungeziefer befallen. Anscheinend liegt die Sache so, dass infolge ungünstiger Ernährungsverhältnisse der Pflanze die äußere Zellschicht der Blätter nicht derb genug wird. Es dürfte sich im vorliegenden Falle wohl

ebenso verhalten wie bei der Blattläusesucht, die nach meinem Dafürhalten auch nur dort auftritt, wo Pflanzen oder Pflanzenteile (Zweige) zufolge unzulänglicher Verhältnisse (schlechte Ernährung, Luft- und Wassermangel, Störung durch wiederholtes Zurückschneiden u. s. w.) geschwächt sind und dem Sauger der Blattläuse keine derbe Oberhaut mehr als Panzer entgegensetzen können. Die mit meinen Argynnisstudien aufs engste verbundenen Violazuchten haben mir hierin seit Jahren interessante Aufschlüsse gegeben und auch gezeigt, dass da nicht Seifenlauge und „Insecticid" die richtigen und wahren Hilfs- und Heilmittel sein können.

Auch bei der Nährpflanze des Seidenspinners, dem Maulbeerbaum, dürften zufolge der häufigen Entblätterung schädliche Wirkungen verschiedener Art für die Pflanze wie für die Raupen resultieren. Schon in meiner Arbeit von 1906 habe ich auf die diese Frage berührende Arbeit von Miyoshi und Suzuki in Japan hingewiesen, die Verson allerdings nicht respektiert zu haben scheint. Suzuki hat gezeigt, dass das häufige Entblättern zu einem Verhungern der Wurzeln und dieser Hungerzustand umgekehrt wieder zu einer schlechten Beschaffenheit der nachfolgenden Blattriebe (Schrumpfkrankheit) führt. Dass ein ab und zu vorgenommenes Zurückstutzen für manche Pflanze verjüngende Wirkung hat, ist ja bekannt genug; oft wiederholtes Stutzen oder Blätterpflücken ist aber einfach gleichbedeutend mit einer Schädigung, die sich früher oder später so oder so rächt, denn Blätter und Zweige sind wirklich nicht bloß zur Zierde da, wie die Laien vielfach meinen.

Sicherlich liegen die Verhältnisse oft so, dass es wohl richtiger wäre, die primären Ursachen der Raupenkrankheiten mehr bei der Pflanze, bei ihren Wurzeln und in ihrem Nährboden zu suchen, als bei den Raupen selber, und dies sollte der Züchter besonders dann nie vergessen, wenn er die Raupen mit oder auf Topfpflanzen züchtet.

Von den externen Krankheitsursachen wären ferner zu nennen die verschiedenen Witterungsextreme, wie Kälte, Frost, Hitze, andauernde Trocken- oder Regenzeit. Es erübrigt sich wohl, hier darauf einzugehen, zumal es schon in meiner früheren Arbeit geschehen ist. Erwähnt sei nur, dass in regnerischen und dazu noch kühlen Sommern die Polyederkrankheit und die Flacherie ganz besonders häufig im Freien auftreten und vielen Raupen verderblich werden. So fand ich in den verregneten Sommern 1912 und 1913 auffallend viele polyederkranke Raupen, ganz besonders von *Pyrameis cardui* L. und sogar von *Vanessa urticae* L. Ungünstige Witterung kann aber auf sehr verschiedene Weise zur Dezimierung der Schmetterlinge führen, was bei Beurteilung solcher in der Natur konstatierter Fälle zu beachten ist. So geschah es z. B. einmal in früheren Jahren, dass *Papilio machaon* L. (der bekannte Schwalben-

schwanz) in Deutschland fast ausstarb; dies kam aber lediglich daher, dass gerade zur Flugzeit der I. Generation, d. h. im Mai und Juni, fast beständig Regenwetter herrschte. Die Falter konnten daher nicht fliegen und sich nicht begatten und mussten unverrichteter Dinge ihr Leben beschließen. Erst nach einigen besseren Jahren erholte sich die Art wieder, wohl zumeist durch Zuflug von außen. Ganz anders verhält es sich, wenn die Regenzeit in das Raupenstadium fällt; die Raupen gehen dann zumeist an Krankheiten zugrunde und können in manchen Jahren fast ganz aussterben. Eine interessante Beobachtung über Witterungseinflüsse auf die Polyederkrankheit hat neuerdings Escherich gemacht; er stellte fest, dass bei polyederkranken Raupen von *Lymantria monacha* L., die einige Stunden den Sonnenstrahlen ausgesetzt wurden, die Polyeder sich rasch vermehrten. Das Sonnenlicht vernichtete also die Parasiten nicht, sondern schwächte offenbar die Raupen und erhöhte die Disposition. Von besonderem Interesse ist auch der von H. Angst (Schwz. Bienen-Ztg. 3, 1913) erbrachte Nachweis, dass die Nosemakrankheit der Bienen durch das disponierende Zusammenwirken unzulänglicher Ernährung und einer Durchkältung veranlasst wird.

Eine für den züchtenden Lepidopterologen und ganz besonders für die moderne Erblichkeitsforschung, zu der jetzt die Schmetterlinge immer mehr verwendet werden, eminent wichtige Frage ist die auch heute noch viel umstrittene und viel verschriene Inzucht, die ich daher hier nochmals vorbringen möchte, nachdem ich schon 1906 die vielen, besonders von Standfuß gegen die Inzucht geäußerten schweren Bedenken einerseits zu beschwichtigen und andererseits zu zeigen versucht hatte, dass die in der Literatur immer wieder geäußerten Befürchtungen vielfach übertrieben oder überhaupt gar nicht berechtigt waren, weil die angeblichen schlimmen Folgen der Inzucht zum großen Teil nicht wirklich, sondern nur scheinbar auf Blutsverwandtschaft beruhen. Von meinem damals gegenüber diesem alten Inzest-Aberglauben eingenommenen Standpunkte brauche ich heute nicht abzugehen, denn er hat in neueren Nachforschungen durchaus seine Rechtfertigung gefunden. Dass Inzucht, wenn sie irgend weit getrieben wird, unter Umständen Nachteile bringe und sogar gefährlich werde, möchte ich durchaus nicht bestreiten, aber es kommt ganz darauf an, wieviel dabei wirklich und tatsächlich auf die nahe Verwandtschaft der Eltern geschoben werden darf und wie oft die Inzucht bloß „falsche Tatsachen vorspiegelt“!

Schon in meiner früheren Arbeit habe ich darauf hingewiesen, dass viele der vermeintlichen Inzuchtfolgen nichts anderes sind als Domestikationsschäden, die bei den Schmetterlingszuchten durch die künstliche und verkünstelte Ernährung, durch unrichtige,

den Tieren nicht zusagende Behandlung der Eier, der Raupen und besonders auch der überwinternden Puppen erzeugt werden. Wie häufig liest man doch von Misserfolgen, von schlechtem Schlüpfen der Falter, von Verkrüppeln, Unfruchtbarkeit, schwachen Nachkommen bei Faltern, deren Puppen überwintert werden mussten. Viele Meinungen und Vorschläge werden immerfort in den entomologischen Zeitschriften für eine rationelle Überwinterung bekannt gegeben; aber niemand könnte z. B. heute schon mit Bestimmtheit sagen, wie man etwa die Puppen von *Smerinthus quercus* Schiff. oder von diesem oder jenem Spinner wirklich zweckmäßig überwintern soll. Die Ansichten sind noch vielfach geteilt, aber dass Misserfolge zumeist auf irgendwelcher unzweckmäßigen Behandlung (zu große oder zu geringe Feuchtigkeit, zu wenig Luftwechsel, Zugluft, zu kalte oder zu warme Aufbewahrung der Puppen etc. etc.) beruhen müssen, darüber sind wohl die meisten Züchter einig. Ein anderes Beispiel: wie leicht überwintern im Freien die Falter unserer Vanessen, wie ich selber solche in alten Gebäuden an Mauern und anderwärts beobachtete, und wie unglaublich schwierig ist es, sie in der Gefangenschaft bis im April und Mai durchzubringen! Wo fehlts da?! Ferner: die Puppen gewisser Arten, die in der Erde liegen, entwickeln sich dort gut; nimmt man sie aber heraus und legt sie auf die Erde, wie man es bei anderen Arten ohne oder doch ohne nennenswerten Nachteil tun kann, so wird regelmäßig nicht viel daraus! Es scheint also mitunter auf recht geringe Unterschiede anzukommen!

Endlich ist auch an die gemachten Erfahrungen zu erinnern, dass gewisse Arten in der Gefangenschaft nur etwa zwei Generationen hindurch sich fortpflanzen und dann einfach keine Paarung mehr eingehen und dass jedesmal, wenn man die Männchen bestimmter Arten vor der Paarung nicht tüchtig herumfliegen und herumrasen lässt, die Räupchen entweder nicht aus den Eiern schlüpfen oder doch bald nachher absterben. Die Vitalität der Keimzellen scheint sonach infolge mangelnder Muskeltätigkeit der Männchen vermindert zu werden, eine Erscheinung, die man auch bei höheren Tieren beobachtet haben will. Durch solche Fälle kann man leicht zu der Meinung verleitet werden, dass die Inzucht am Misserfolge schuld sei, während die Schuld ganz anderswo liegt.

In neuerer Zeit hat besonders Rich. Goldschmidt arge Bedenken gegenüber der Inzucht in seinen Erblichkeitsstudien mit *Lymantria dispar* L. (Zeitschr. f. induktive Abstammungslehre, Bd. VII, Heft 1, 1912) p. 5, 8 und 38 geäußert. R. Goldschmidt ist wohl durch eigene schlimme Erfahrungen bei Inzuchtversuchen und zumal durch die von O. Brake in Dresden durchgeführten Kreuzungsexperimente mit der europäischen und japanischen *dispar*-Form, wobei unter gewissen Bedingungen Gynandromorphismus in hohem

Grade sich einstellte, zu seinen Befürchtungen geführt worden; der Autor führt p. 38 sogar an, dass er Formen kennen gelernt habe, „die nach 4 Generationen Inzucht ausstarben."

Es ist naturgemäß noch nicht ohne weiteres zu entscheiden wie weit die von R. Goldschmidt genannten Schädigungen der Inzucht bei *dispar* berechtigt sind. Da man aber bei der Inzucht vieler anderer Nachtfalter dergleichen Erscheinungen und „schlimme Erfahrungen" in der Regel nicht beobachtete, und das Verhalten der *Lymantria dispar* L. nach Lebensart, Geschlecht und Lokalrasse ohnehin etwas eigentümlich ist, so könnte es sich hier sehr wohl um einen besonderen Ausnahmefall handeln, der ja, wie verlautet, überhaupt noch nicht abgeklärt und immer noch der Gegenstand eifriger Untersuchungen ist. Wirkliche, auf Blutsverwandtschaft beruhende Schädigungen werden wohl nicht verallgemeinernd auf andere Arten angewandt werden dürfen, und voraussichtlich wird man hierin mehr von Fall zu Fall urteilen müssen.

Bei *L. dispar* könnten aber m. E. noch einige ganz besondere Momente in Wirkung treten und wären wohl der Erwägung wert. Es könnte sich nämlich so verhalten, dass sowohl die beiden Lokalformen, die europäische und die japanische infolge der insularen Abtrennung der letzteren, als auch die beiden Geschlechter jeder Form zufolge der weit gediehenen Differenzierung, die sich in dem bedeutenden Gegensatze der sekundären Geschlechtscharaktere (Größe, Färbung etc.) kundgibt, fast wie zwei verschiedene Arten einander gegenüberstünden.

Die Paarung (Hybridation) zwischen verschiedenen Arten scheint aber nach den von Standfuß beim Genus *Saturnia* gemachten Erfahrungen die Zwitterbildung ganz wesentlich zu begünstigen!

Ferner neigt gerade unsere europäische *dispar*-Form, auch ohne dass Inzucht im Spiele zu sein braucht, erfahrungsgemäß ziemlich stark zur Zwitterbildung in den verschiedensten Formen und Graden, wie auch überhaupt solche Arten, deren Geschlechter stark dimorph sind, diese Tendenz verraten; so *Saturnia pavonia* L., *Dendrolimus pini* L. u. a. Interessant ist auch die recht oft vorkommende zwitterige Bildung zwischen der ockergelben männlichen *Arg. paphia* L. und einer in Nord- und Südeuropa nicht selten auftretenden grünlich-schwarzen weiblichen Form *valesina* Esp. in den mannigfachsten Kombinationen.

Endlich könnte bei *dispar* eine Neigung zur Parthenogenesis bestehen, die in ihrem Wesen mit der Inzucht nicht nur in naher Beziehung stehen dürfte, sondern sozusagen „die Inzucht an sich", oder die Inzucht in der höchsten Potenz darstellt, aber darum noch nicht unbedingt etwas Pathologisches zu sein braucht, sondern sogar etwas für die Art sehr Nützliches sein kann. Parthenogenesis hat man auch bei gewissen Nachtfaltern, z. B. beim

Seidenspinner und erst neulich sogar bei dem größten europäischen Falter, *Saturnia pyri* Schiff. beobachtet.

Will man aber die bei den genannten *dispar*-Inzuchten beobachteten „Degenerationszeichen" auf die Inzucht selber, d. h. auf die Fortpflanzung geschwisterlicher Tiere (Inzest) zurückführen, so ist dagegen zu sagen, dass doch gerade im Brake'schen Versuche die Inzucht immerhin 9 Generationen hindurch fortgeführt werden konnte (und sie hätte wahrscheinlich noch viel weiter geführt werden können, wenn sie nicht durch den Tod Brake's einen vorzeitigen Abbruch erlitten hätte) und dass dabei die Falter zwar Zwitterbildung aufwiesen, aber nicht an allgemeiner Schwäche zugrunde gingen. Sofern aber dabei nur die braune Färbung der Männchen auf die sonst weißen Weibchen übertragen wurde, ohne dass diese sonst eine Abnahme ihrer Fortpflanzungsfähigkeit zeigten, handelte es sich überhaupt nicht um wirklichen Gynandromorphismus.

Außerdem möchte ich darauf verweisen, dass eine Schwächung des einen der beiden Geschlechter gerade durch Domestikation (Zucht im Zimmer, in Kästen, auf nicht ganz passenden lebenden Nährpflanzen, Witterungseinflüsse etc.) und dadurch ein Überwiegen des anderen Geschlechts nicht bloß in der Zahl, sondern bei weiterer Fortpflanzung alsdann auch in seinen gesamten Eigenschaften mit sich bringen kann, eben weil es das resistentere und darum dominierende ist. Bei meinen Argynniszuchten beobachtete ich wiederholt, dass fast nur männliche Falter resultierten; das kam daher, dass die Weibchen schon im Raupenstadium infolge der künstlichen Zucht, die sie schlechter ertrugen, abstarben. Bei anderen Arten oder gegenüber anderen Einflüssen kann es sich wieder umgekehrt verhalten. Selbst in der freien Natur habe ich z. B. bei der Herbstgeneration von *Pyrameis cardui* L. (Distelfalter) beobachtet, dass alle gefundenen Raupen nur weibliche Falter ergaben, ohne dass der Grund davon hätte ermittelt werden können; vermutlich handelte es sich um Witterungseinflüsse, die auf die Eier oder jungen Räupchen einwirkten.

Im auffallenden Gegensatze nun zu diesen eben genannten nachteiligen Wirkungen der Domestikation stehen jene großen Entwickelungsvorgänge, die sich in der Natur draußen vollziehen und trotz herrschender Inzucht keinerlei Degenerationserscheinungen erkennen lassen und darum die Probe auf die Richtigkeit der vorgebrachten Ansichten darstellen; ich meine z. B. die ungeheure Vermehrung des Kohlweißlings und gerade auch des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.) in Nordamerika, nachdem sie von Europa aus höchstwahrscheinlich in nur wenigen Individuen eingeschleppt worden waren und sich zunächst in enger Blutsverwandtschaft fortzupflanzen genötigt waren.

Umgekehrt wanderte der große Tagfalter *Danais archippus* F.

(= *plexippus* L.), „der Monarch“ von Nord- und Zentralamerika sowohl nach Australien (wahrscheinlich durch Verschleppung von Puppen in Heuballen) als auch andererseits durch direktes Überfliegen des Atlantischen Ozeans nach den Canarischen Inseln und in diesen neuen Gebieten, wo die Nährpflanze der Raupe, *Asclepias*, wächst, hat er sich zu erhalten vermocht[11]).

Es sei ferner an die bekannte Tatsache erinnert, dass in Australien und auf Neuseeland in wenigen Exemplaren eingeschleppte Säugetiere und Vögel sich exzessiv vermehrten und dass das Kaninchen dort zu einer schrecklichen Landplage geworden ist; auch der Sperling gedeiht dort ausgezeichnet, nachdem er auf Schiffen hinübergelangte. Ich möchte nicht unterlassen, hier eine Stelle aus den interessanten Reiseberichten Professor Albert Heim's zu zitieren: „Bei den meisten dieser in Neuseeland nun so verbreiteten europäischen Tiere zeigte sich, dass aus ganz wenigen Stammeltern sich enorme gesunde Völker in kurzer Zeit entwickeln konnten, sobald sie die erste Schwierigkeit der Jahreszeitenumkehr überwunden hatten. Wir in alten Ländern sind an eine andere Erscheinung gewöhnt: Wenn die Bevölkerungszahl eines Säugetieres auf etwa 300 zurückgegangen ist, so ist durch keinen Schutz mehr Rettung möglich. Schwächungen aller Art, auch durch Inzucht, treten ein, und die Art ist bald erloschen.“

Alle diese wenigen Einwanderer haben sich offenbar deshalb trotz Inzucht so ausgezeichnet erhalten, weil sie dort optimale oder ideale Existenzbedingungen vorfanden, durch welche allfällige Nachteile der Inzucht kurzweg überwunden wurden.

Diese Tatsachen finden nun noch z. T. eine experimentelle Bestätigung im kleinen durch die im folgenden zu nennenden Beobachtungen.

Es gibt nicht wenige Insekten- und besonders auch Schmetterlingsarten, die auf sehr eng und streng abgeschlossenem Gebiete schon seit alten Zeiten leben und trotzdem sich ausgezeichnet erhalten haben. Strenge Inzucht waltete gewiss auch bei vielen Haustieren und erst neulich haben W. Robertson und Chapeaurouge dies nachgewiesen und sich zugunsten des Inzuchtverfahrens ausgesprochen. Experimentelle Versuche sind auch mit Pflanzen (z. B. Mais) vorgenommen worden und ergaben, nachdem die minderwertigen Individuen ausgelöscht worden, eine gute Nachkommenschaft durch eine lange Reihe von Generationen hindurch.

---

11) Auch in Portugal und Groß-Britannien ist er schon vereinzelt eingetroffen; man vergleiche darüber: A. Seitz: „Die Groß-Schmetterlinge der Erde,“ Bd. I, p. 76/77, welchem Werke obige Notiz entnommen ist.

Wie bei jenen oben genannten, in der Natur in Nordamerika und Neuseeland vor sich gehenden Inzuchten alle schwachen Individuen naturgemäß ausgemerzt, die resistenten dagegen erhalten wurden, so kommt es auch bei domestizierten Arten ganz darauf an, dass nicht jedes beliebige Individuum zur Fortpflanzung gelangt und nicht schlechtes und gutes Material sich wahllos durcheinander mischt, sondern stets nur die vollwertigen, soweit sie ermittelt werden können, zur Inzucht verwendet werden. In beiden Fällen, in der Natur wie im Experiment, werden so nicht nur trotz der Inzucht, sondern gerade durch die Blutsverwandtschaft vortreffliche Nachkommen resultieren. Verhielte es sich nicht so, so spräche das gegen alle Vererbung und Selektionswirkung, denn durch Auslese und Vererbung werden sich doch nicht nur, wie immer befürchtet wird, die schlechten, sondern ebenso auch die guten Eigenschaften isolieren und steigern lassen.

Diese Auffassung findet ihre Verwirklichung denn ohne Zweifel auch beim Seidenspinner *Bombyx mori* L., der nun bereits etwa 5000 Jahre in Domestikation lebt und dabei gewiss zur Genüge der Inzucht unterworfen war. Dass er sich trotz derselben und aller Schädlichkeiten der Domestikation erhalten hat, ist lediglich einer mehr oder weniger unbewusst betriebenen Selektion zu verdanken, weil durch sie schon von jeher die schwachen und für Krankheit empfänglichen von der Weiterzucht so weit als möglich ausgeschaltet und so die resistenten erhalten wurden, die die verschiedenen Nachteile der künstlichen Züchtung zwar nicht durchweg, aber doch bis zu einem gewissen hohen Grade zu ertragen vermochten. Selbst mit dem Mikroskop wird beim Seidenspinner seit Dezennien die Selektion betrieben, wie ich schon in meiner früheren Abhandlung p. 539/40 für die Pebrine andeutete. Die mit *Nosema* infizierten Eier, die eben von empfänglichen, irgendwie geschwächten und disponierten Tieren stammen, werden bei jeder Zucht ausgeschaltet, die nicht infizierten verwendet man zur Weiterzucht und auf diese Weise wird durch Selektion, durch die man zunächst bloß den Schmarotzer abzuhalten beabsichtigt, die durch Domestikation, Inzucht u. dgl. erzeugte Schwächung fortwährend in erheblichem Grade ausgeglichen und so Jahr für Jahr die Spreu vom Weizen gesondert und die Widerstandskraft gegen die verschiedenen schädlichen Einflüsse auf dem nötigen Niveau erhalten. Dass beim Seidenspinner eine solche Selektion nach verschiedenen Richtungen hin waltet, wird m. E. auch bewiesen durch die absolute, oben schon genannte Sesshaftigkeit der Raupe; Individuen, die die Gewohnheit hatten, davonzulaufen, wurden schon frühzeitig ausgeschaltet und die mehr sesshaften erhielten sich und ihre für den Züchter so vorteilhafte Eigenschaft.

Wie durch Auswahl robuster Individuen trotz Inzest auch

andere Schmetterlingsarten mehrere Generationen hindurch gezüchtet werden können, hat vor kurzem auch H. Meyer in Saalfeld gezeigt und darüber in der Frankfurter Entomol. Zeitschr. Nr. 44, 1914, berichtet. Er nahm 1905 aus dem Freien einige befruchtete Weibchen der weißen Normalform der Nonne (*Lym. monacha* L.) und züchtete sie weiter. Im Jahre 1907 begann unter der hellen Normalform die dunkle Varietät vereinzelt aufzutreten und durch strenge Auswahl derselben für die weiteren Paarungen steigerte sich die Zahl so, dass 1910 nur noch diese schwärzliche Form *eremita* auftrat. „Frisches Blut wurde nicht eingeführt, stets Geschwisterehe und Wahl der dunkelsten Stücke."

Während der ersten Jahre überwinterte Meyer die Eier im Freien, die 1910 erzielten Eier dagegen in einem trockenen kalten Zimmer, und dies war nach seiner Ansicht die Schuld, dass die Hälfte der Eier keine Raupen ergab, „denn die Größe und das robuste Aussehen der *eremita* zeigten nichts von Entkräftung, diese waren z. T. größer als die Urgroßeltern."

Dieser Fall, der nur zufolge einer von Dr. G. Baader in Lollar gestellten Umfrage bekannt gemacht wurde, ist in dreifacher Hinsicht interessant und wichtig.

Zunächst ist zu beachten, dass die schwarzen Formen im allgemeinen zu den resistenteren gehören, wie sogar experimentell erwiesen ist; bei der Weiterzucht überflügeln sie die hellere Form bald und auch im Freiland scheinen sie immer mehr zu den herrschenden zu werden. Dadurch, dass H. Meyer nur die schwarze Varietät zur Weiterzucht wählte, wählte er zugleich, wenn auch unbewusst, die widerstandsfähigere und steigerte dadurch ihre Lebenstüchtigkeit, und so dürfte es gekommen sein, dass die Nachteile der Inzucht sowohl als auch die der Domestikation mehrere Generationen hindurch überwunden wurden. (Die Raupen wurden sogar mit in Wasser gestelltem Futter ernährt, wozu allerdings die saftarmen Blätter des Weißdorns und der Eiche verwendet wurden.) Sobald aber andererseits die Eier einmal monatelang in unnatürlicher Weise aufbewahrt wurden, zeigte sich bereits ein halber Misserfolg, den Meyer nach meinem Dafürhalten mit Recht nicht auf die Inzucht bezieht, sondern auf den langdauernden, nicht gewohnten Aufenthalt im Zimmer, wobei ein Mangel an möglichst frischer, kalter und feuchter Luft schädigend gewirkt haben dürfte.

Ein weiterer interessanter Fall sehr weit getriebener Inzucht ist aus England bekannt geworden, wo ein Schmetterling seit Dezennien so weitergezüchtet wurde, ohne dass eine merkbare Benachteiligung eingetreten wäre.

Von Wichtigkeit ist endlich die von Woutwarth bei Fliegen in 10 Inzuchtgenerationen gemachte Beobachtung. Es zeigte sich dabei zunächst eine Scheidung in schwache und kräftige,

und die Nachzucht der letzteren führte sogar zu einer qualitativen und quantitativen Steigerung der Fruchtbarkeit. Woutwarth bemerkt dazu: „Die Inzucht ist also nicht die Ursache der Entartung, sie beeinflusst nur die Trennung der guten Eigenschaften von den schlechten. Es ist also die Aufgabe des verständigen Züchters, erstere stetig auszuwählen und letztere systematisch auszuschalten."

Diese These wird auch von Dr. N. Kramer als mit den Zuchtprinzipien der Bienenzüchter in Einklang stehend erklärt und dahin ergänzt, dass gerade die Inzuchtköniginnen sich vorzüglich bewähren und die Fortzüchtung in reiner Blutlinie die dankbare Aufgabe der Zuchtgenossenschaften sei „Es hat sich somit die allgemeine Ansicht vom Fluche der Inzucht nur da bewahrheitet, wo die Familie oder Blutlinie von Anfang an schwächlich war." —

Es schien mir von Wert zu sein, auf die verschiedenen hier zur Sprache gebrachten Fragen und Tatsachen mit Nachdruck hinzuweisen und auf der einen Seite die Schäden einer unrichtigen Ernährung und der Domestikation ganz besonders hervorzuheben, da diese sehr wichtig und unserer Beeinflussung zugänglich sind; auf der anderen Seite aber sollten die vielfach schweren Bedenken gegenüber der Inzucht gemildert werden durch den Hinweis auf andere dabei mitwirkende Faktoren, die eine schädliche Wirkung der Inzucht vortäuschen. Die Hervorkehrung dieser beiden Seiten unserer Frage nach den primären Krankheitsursachen dürfte gerade in der Gegenwart von nicht geringem praktischen Nutzen sein, wo zahlreiche Experimente mit Schmetterlingen über Transmutation, Vererbung und speziell über die Mendel'schen Gesetze von verschiedenen Forschern vorgenommen werden und deren Resultate in ihrem endgültigen Werte doch ganz wesentlich davon abhängig sind, ob alle oder doch viele, oder aber nur wenige Raupen sich bis zum Falter entwickeln. Treten Krankheiten auf, so können selbst die mühsamsten Versuche zu keinem brauchbaren Ergebnis führen.

Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion.

II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken.

Von Dr. W. Baunacke,
I. Assistent am Zoologischen Institut Greifswald.

(Mit 7 Figuren.)

Auf meine erste über das gleiche Kapitel tierischer Sinnesphysiologie in dieser Zeitschrift erschienene Veröffentlichung (1913) hin sprach mir E. Mangold in Erinnerung eigener ähnlicher Versuche an Echinodermen (cf. Ztschr. f. allg. Physiologie 9. Bd., 1909,

p. 112) brieflich den leisen Verdacht aus, die von mir bei *Limax*-, *Arion*- und *Helix*-Arten beobachteten Reaktionen dürften möglicherweise auch bei dekapitierten und damit zugleich ihrer Statocysten beraubten Tieren noch in Erscheinung treten. Mangold selbst hatte gelegentlich eines Aufenthaltes in Neapel beobachtet, dass abgeschnittene und der Armspitzen beraubte Arme von gewissen *Asterina*-Arten (Seesterne) noch negativ-geotaktische Bewegungen ausführten, ja, dass Schlangensterne selbst nach völliger Entfernung der Rückenhaut noch prompt aus Rücken- in Bauchlage umdrehten. Er riet mir deshalb zur Fortsetzung meiner Versuche in der von ihm angedeuteten Richtung, d. h. mit dekapitierten oder ihrer Statocysten beraubten Tieren. Für diese mir wertvolle Anregung, wie überhaupt für das rege Interesse, welches Mangold allen meinen Untersuchungen bisher entgegenbrachte, zu danken, möchte ich auch an dieser Stelle nicht verfehlen. Die in jener Richtung angestellten weiteren Versuche haben nun zu Ergebnissen geführt, die es mir wohl lohnend erscheinen lassen, noch einmal auf jene eigenartigen Orientierungserscheinungen bei den von uns betrachteten heimischen Mollusken zurückzukommen, zumal das ja meine schon am Schlusse der ersten Mitteilung geäußerte Absicht war.

Wir hatten schon damals bei verschiedenen Vertretern unserer Landpulmonaten Reaktionen kennen gelernt, die wir als „statische Reflexe" zu charakterisieren und auf die Wirkung der hier, wie bei so vielen anderen niederen Tieren auch, als „Gleichgewichtssinnesorgane" unverständlichen Statocysten zurückzuführen suchten. Diese Reflexe äußerten sich einmal bei der mit positiver Geotaxis (Kopfsenkung) an der Luft wie unter Wasser Hand in Hand gehenden Aufrichtung der Tiere aus Verkehrtlage (d. h. Rücken- respektiv Seitenlage, wie überhaupt jeder zur Lokomotion ungeeigneten Lage) in Normallage (d. h. Bauch- oder Kriechlage) als sogenannten Umkehrreflex, dann aber auch bei der Flucht der Tiere vor dem Erstickungstode unter Wasser als negativ-geotaktischer Fluchtreflex. Mit Mangold (cf. 1909, p. 140) wollen wir jenen Umkehrreflex besser „Umdrehreflex" (Selbstwendung!) nennen, damit einer Verwechslung dieser die Normallage des Körpers wiederherstellenden Reaktion mit der Umkehrreaktion, die wir als Antwort der Tiere auf jede Wendung der von uns zum Nachweis der negativen Geotaxis benutzten Schaukel (cf. 1913, p. 445) kennen lernten, vorgebeugt wird. Litten aber die damals von uns beschriebenen Versuche unter einem empfindlichen Mangel an Versuchs- und namentlich Vergleichsmaterial, so brachte der Sommer reichlich Gelegenheit, Versäumtes nachzuholen und die damals gewonnenen Resultate zu ergänzen resp. zu erweitern. So wurden die früheren Versuche an einer größeren Individuenzahl von *Helix pomatia* (L.), *Arion hortensis* (Fér.) und *Limax agrestis* (L.) wieder-

holt und auf *Arion empiricorum* (Fér.), *Helix hortensis* (Müll.) und *Helix arbustorum* (L.) ausgedehnt, die Resultate blieben bezüglich jener statischen Reflexe bei allen im Prinzip die gleichen, wie wir sie schon damals erkannten. Je nach den sonstigen Lebensgewohnheiten mehr oder minder träge, drehen sowohl der große *Arion empiricorum* (vgl. Abb. 1) als auch die *Helix*-Arten, *H. hortensis* und *H. arbustorum*, in Luft und Wasser prompt aus Verkehrtlage in Normallage um und führen, unter Wasser auf die Schaukel (cf. 1913, p. 445) gebracht, die negativ-geotaktischen Fluchtbewegungen ebenso aus, wie die schon früher daraufhin untersuchten Formen.

Fig. 1.

Es traten also bei allen der Umdrehreflex (Selbstwendung) (vgl. Abb. 1) und der negativ-geotaktische Fluchtreflex ganz unzweideutig scharf hervor, eine Tatsache, die es zusammen mit den Resultaten weiterer Versuche auch an wasserbewohnenden Mollusken (s. u.) recht wahrscheinlich macht, dass solche und ähnliche, bestimmten Lebensbedürfnissen angepasste Reflexe bei den Mollusken überhaupt eine weite Verbreitung finden. Mögen sie auch bei den einen stärker, bei anderen weniger stark hervortreten, so scheint doch für die Mehrzahl dieser Tiere ein in bestimmter Richtung wohl ausgeprägtes Orientierungsvermögen, das zur Gleichgewichtserhaltung in keiner Beziehung steht, Lebensbedingung zu sein. Am augenfälligsten treten naturgemäß die Reflexe in Erscheinung bei Formen, die mit einer gewissen lokomotorischen Gewandtheit ausgestattet sind, weil hier gewöhnlich die jeweils zu erwartende Reaktion unmittelbar auf den vorhergegangenen Reiz folgt und nicht, wie bei den trägeren Formen, minuten-, ja oft stunden- und tagelang (Bivalven!) auf sich warten lässt. Dies war auch der Grund, weshalb in folgendem alle Untersuchungen allgemeinerer Art vorwiegend an der leichtbeweglichen, lebhaften *Limax agrestis* (L.) ausgeführt, die anderen Formen aber nur vergleichsweise herangezogen wurden.

Zunächst lag mir vor allem daran, meiner Vermutung festere Stützen zu geben, dass die hier bezüglich ihrer biologischen Bedeutung bisher unverstanden gebliebenen, wohlentwickelten Statocysten als Träger des so stark ausgeprägten Orientierungsvermögens dieser Tiere betrachtet werden müssten. Insbesondere kam es mir darauf an, auch weiterhin Tatsachenmaterial zu sammeln, das geeignet sein könnte, den vermutlich engen Zusammenhang zwischen

Statocysten und Umdrehreflex resp. negativ-geotaktischen Fluchtreflex für jene erwähnten Landpulmonaten möglichst klar zu stellen. Zwei Wege stehen hierfür offen. Der kürzere, von Mangold vorgeschlagene, d. h. die Exstirpation der Statocysten vorzunehmen, die den Ausfall jener Reflexe ergeben müsste, wenn deren Auslösung in der Tat von jenen Sinnesorganen ausginge. Dieser Weg ist, so verlockend es seiner Kürze halber auch erscheint, aus später zu erörternden anatomisch-physiologischen Gründen leider ungangbar. Der andere umständlichere, aber immerhin leichter zu begehende Weg ist die Ausschaltung der Wirkungsmöglichkeit aller übrigen Sinne bis auf diejenige der Statocysten, die dann allein für die event noch anhaltenden statischen Reflexe verantwortlich zu machen wären. Versuchen wir es zunächst mit dem zweiten bequemeren Weg, d. h. mit der indirekten Beweisführung und zwar zuerst hinsichtlich des negativ-geotaktischen Fluchtreflexes!

Wir hatten bereits früher, veranlasst durch die Tatsache, dass die damals von uns betrachteten Tiere häufig negativ-heliotaktisch reagieren, also Schattentiere sind, Betrachtungen darüber angestellt, ob nicht, vielleicht das Lichtempfinden an der Auslösung jener negativ-geotaktischen Reflexe beteiligt wäre. Indessen kamen wir durch die Beobachtung der Tiere auf der Schaukel, wo sie in gleicher Weise nach dem Lichte hin, wie von ihm weg, stets ihren Weg bergaufwärts nehmen (l. c. p. 445), zu dem Resultate, dass sich „die negative Heliotaxis der Tiere bei deren Orientierung unter Wasser in keiner Weise geltend mache."

Diese Behauptung in der vorstehenden Fassung bedarf aber bezüglich des Verhaltens des damals noch nicht untersuchten *Arion empiricorum* Fér. einer gewissen Einschränkung, die indessen das für uns wesentliche Endresultat in keiner Weise berührt. Werfen wir eine Handvoll *Limax agrestis* oder *Arion hortensis* irgendwo auf den Boden eines großen wassergefüllten Glasaquariums, so kriechen die Tiere nach beliebigen Richtungen hin so lange auf dem Aquariumboden fort, bis sie an eine von dessen vier aufsteigenden Seitenwänden anstoßen. Dann aber geht es ohne weiteres aufwärts und dem Wasserspiegel zu. Die Tiere lassen also von Anfang an den einseitigen Lichteinfall vom Fenster her unberücksichtigt, ja, auch in unmittelbarer Nachbarschaft aufsteigende Flächen üben keinen Einfluss auf die Richtung ihres Weges über den Aquarienboden hin aus, bleiben also unbemerkt. Anders *Arion empiricorum*! Werfen wir von diesen eine Anzahl frisch gefangener Exemplare auf den Aquarienboden, so kriechen sie von der Lichtseite des Gefäßes weg auf dem Boden hin, bis auch sie, an eine der Seitenwände anstoßend, den Weg nach oben finden (Abb. 2).

Daraus geht nun hervor, dass die negative Heliotaxis bei der Orientierung auf indifferenten, d. h. in unserem Falle wagerechten

Flächen, unter Wasser nicht ganz ohne Wirkung auf manche dieser Tiere ist, dass sie alle aber auf ihrem einmal eingeschlagenen Wege nach oben oder auch nur auf ansteigenden Flächen sich in keiner Weise durch den Einfall des Lichtes von dieser oder jener Seite her beirren lassen. Auch in der Dunkelkammer finden die Tiere ihren Weg nach oben ebenso prompt wie bei Tages- oder Lampenlicht. Bezüglich einer event. Beteiligung der Augen aber wissen wir bereits von unseren früheren Versuchen her, dass der negativ-geotaktische Fluchtreflex auch nach deren Amputation noch vollkommen normal erhalten bleibt, ja dass die Ommatophoren unter Wasser überhaupt nie, oder doch nie völlig, d. h. bis zur Entblößung des Auges ausgestülpt werden. Es sind also weder der ohnehin schwach ausgeprägte Gesichtssinn, noch auch ein etwa diesen Tieren eigener dermatoptischer Sinn (vgl. Simroth, III. Bd., p. 206) für deren wohlorientierte Fluchtbewegungen unter Wasser verantwortlich zu machen.

Fig. 2.

Das Licht scheidet somit bezüglich der negativ-geotaktischen Tendenz dieser Tiere unter Wasser in jeder Hinsicht als orientierender Faktor aus.

Wie steht es aber mit dem Tastsinn? Sahen wir nicht eben, dass die Tiere eine aufsteigende Fläche als solche unter Wasser nicht eher erkennen, als bis sie daran anstießen? Sollte die betreffende Fläche nicht von den wohlentwickelten Tastern des Kopfes als aufsteigend erkannt werden?

Wenn wir eine auf dem Aquarienboden in der Richtung auf eine der vier lotrecht aufsteigenden Wände hinkriechende Schnecke (*Limax agrestis*, *Arion empiricorum* oder *Helix pomatia*) beim Übertreten von jenem auf eine lotrechte Wand beobachten, so sehen wir, dass der Übertritt von der horizontalen zur vertikalen Fläche auf zweierlei Weise erfolgen kann. Entweder stößt das Tier mit dem Kopfe oder den nur halb ausgestülpten Tastern an die vertikal aufsteigende Wand an, empfindet sie als ein ihr in den bis dahin horizontal gerichteten Weg tretendes Hindernis, hebt deshalb den Kopf mit dem Vorderkörper hoch empor und betastet das Hindernis, um alsbald daran empor zu kriechen. Dabei wird die Lokomotion

keinen Augenblick unterbrochen, der Winkel zwischen der horizontalen und vertikalen Fläche aber wird übergangen, wie das Fig. 3a zeigt. Im anderen Falle schiebt das Tier unter Nichtbeachtung der sich ihm entgegenstellenden vertikalen Wand den Körper einfach an dieser empor, wobei es den Winkel zwischen beiden Flächen voll

Fig. 3a.

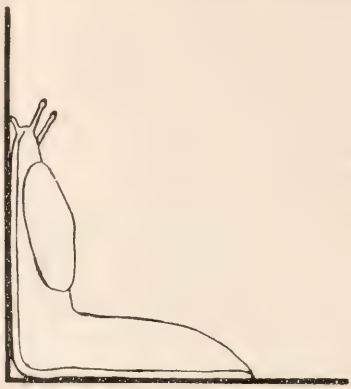


Fig. 3b.

auskriecht (vgl. Fig. 3b). Im ersteren Falle mag das Tier auf seinem horizontalen Wege unter rechtem oder spitzem Winkel auf die senkrecht aufsteigende Aquarienwand stoßen, immer schlägt es

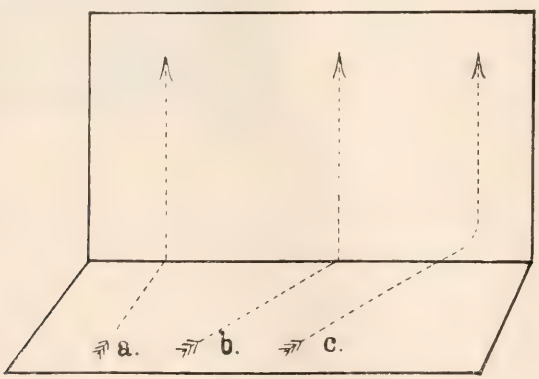


Fig. 4.

an dieser einen sogleich mehr oder minder genau lotrecht gerichteten Weg nach oben ein (vgl. Fig. 4a u. b). Im letzteren Falle aber tut es dies nur, wenn es die aufsteigende Wand unter annähernd rechtem Winkel trifft. Ist der Winkel, unter dem es der vertikal gestellten Fläche begegnet, ein spitzer resp. stumpfer, so wird die vorherige Wegrichtung beim Emporgleiten an der senkrechten Wand erst allmählich, aber doch sehr bald, in die negativ-geotaktische Richtung übergeleitet (vgl. Fig. 4c). Der Tast-

sinn scheint also eine gewisse Rolle bei der Orientierung dieser Tiere im Raume zu spielen, indessen ist seine Beteiligung an der Auslösung der negativ-geotaktischen Reaktionen nur von untergeordneter Bedeutung.

Wir wissen von unseren früheren Versuchen her, dass auch die Amputation der Taster und Ommatophoren nicht das geringste an den negativ-geotaktischen Bewegungen der Tiere ändert. Weiter aber müssten wir uns auch fragen, warum denn auch die Taster unter Wasser nicht, oder doch nicht völlig ausgestreckt werden, wenn gerade sie dem Tiere den Weg zum rettenden Wasserspiegel hin weisen sollen. Vielleicht aber genügt vielmehr schon das feine Tastempfinden, das dem Kopfe und dem vorderen Ende der Kriechsohle dieser Tiere eigen ist, um die Tiere nach oben zu leiten? Soll doch gerade die Berührung des Vorderrandes der Sohle, der nach Simroth (cf. III. Bd., p. 207) im allgemeinen als bevorzugtes Sinneswerkzeug zu gelten hat, die lokomotorischen Wellen auslösen, so dass die Tastempfindung klar hervortritt. Mit dieser Frage aber kommen wir zu Versuchen, die wir mit dekapitierten Tieren angestellt haben.

Zur rechten Beurteilung dieser Versuche bedarf es der Vorbemerkung, dass den Versuchstieren (es handelt sich hier hauptsächlich um *Limax agrestis*, aber auch *Arion empiricorum*) eine außerordentliche Zählebigkeit eigen ist, was schon durch zahlreiche Versuche anderer Autoren, wie beispielsweise auch die von Künkel (1903) beschriebenen erwiesen ist. Auch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Schmerz erscheint bedeutend. Ich erinnere nur an die Mitteilung Simroth's, dass es den Nacktschnecken, namentlich den Limaciden, im Vorspiele zur Kopula nichts auszumachen scheint, ob ihnen der Partner mit der Radula große Stücke aus dem Mantel leckt (cf. III. Bd., p. 212), eine Mitteilung, die ich in mancher Hinsicht zu ergänzen vermag. Einen *Arion empiricorum* sammelte ich ein, dem waren große Hautpartien der rechten Körperseite einfach ausgefressen. Trotzdem lebte er wochenlang in der Gefangenschaft und verhielt sich ganz normal. Einen anderen fand ich mit völlig verunstaltetem Kopfe, der augenscheinlich infolge einer Verletzung bei der nachfolgenden Verheilung diese Missgestaltung erfahren hatte. Als ich aber einem Individuum der gleichen Art den Kopf mitsamt seinen Sinnesorganen und dem Oesophagus bis nahe an den Schlundring hin amputiert hatte, lebte das Tier noch über 8 Tage im Terrarium, bis es schließlich von Limaciden aufgefressen wurde. Noch auffälliger war die Zähigkeit der Limaciden. Einem in Lokomotion begriffenen Tier wurde plötzlich mit raschem Schnitt das hintere Körperdrittel amputiert. Es kroch weiter als sei ihm kaum etwas Besonderes geschehen, das amputierte Ende im Stiche lassend, und lebte noch lange Zeit, wie andere normale Tiere, im

Terrarium. Auch alle die von uns beschriebenen Reaktionen wurden von ihm noch in exaktester Weise ausgeführt. Ganz ebenso wie der geköpfte *Arion*, verhalten sich aber auch *Limax*-Exemplare, wenn ihnen der Kopf bis dicht an den Schlundring hinan abgenommen wurde. Die Leistungen solcher Tiere hinsichtlich ihres Orientierungsvermögens wollen wir uns nun etwas genauer ansehen.

Zunächst wollen wir vorausschicken, dass die in vorstehend beschriebener Art und Weise unvollkommen, d. h. unter Belassung des Ganglienringes am Körper, dekapitierten Tiere ihr Lokomotionsvermögen in allen Lagen des Körpers im Raume auf dem Lande in nahezu unvermindertem Maße beibehalten, während es im Wasser etwas beeinträchtigt erscheint[1]). Die Erschwerung der Lokomotion unter Wasser für so behandelte Tiere ist uns ohne weiteres verständlich, wenn wir uns entsinnen, dass wir schon bei unseren früheren Schaukelversuchen den starken Gewichtsverlust, den die Tiere hier erleiden, sowie deren vorzugsweise Benutzung nur der vorderen Kriechsohlenhälfte bei der Lokomotion unter Wasser als sehr störend empfanden. Die weitere Verkürzung gerade dieser vorderen Hälfte der Sohle bringt eben naturgemäß auch eine erhöhte Schwächung der lokomotorischen Gewandtheit mit sich. Trotzdem gelingt die Ausführung der Schaukelversuche auch an unvollkommen dekapitierten, noch lebensfrischen Tieren sehr wohl, wenn man ihnen nur nicht allzugroße Marschleistungen zwischen den einzelnen Schaukelwendungen zumutet.

Drei unvollkommen dekapitierte, aber noch sehr bewegliche Exemplare von *Limax agrestis*, gleichzeitig auf das Schaukelbrett unter Wasser gebracht, reagierten prompt durch jedesmalige Änderung ihrer Wegrichtung nach oben hin auf viermalige Wendung des Schaukelbrettes. Dabei legten die Tiere zwischen den einzelnen Wendungen Wegstrecken von 5— 10 cm Länge zurück. Die gleichen Versuche an anderen Exemplaren mehrfach wiederholt, führten zum gleichen Resultat, dass nämlich geköpfte, also aller äußeren Kopfsinnesorgane wie auch des Vorderrandes der Kriechsohle beraubte Tiere, sofern ihnen nur der Schlundring und die unmittelbar mit dessen Ganglien verbundenen Statocysten verblieben, vollkommen normal reagierten. Aber nicht nur auf der Schaukel, auch im wassergefüllten Aquarium auf den Boden geworfen, finden sie aufs exakteste ihren Weg nach oben, und zwar wegen ihres geschwächten Lokomotionsvermögens um so leichter, je kürzer der über die Bodenfläche des Gefäßes zurückzulegende Weg ist.

Also dürfen wir wohl behaupten, dass es weder der als bevorzugtes Sinneswerkzeug in Betracht kommende

1) Künkel, K. (1903), der an zerschnittenen Tieren das Lokomotionsvermögen studierte, berichtet, dass sich bei *Limax tenellus* selbst die kleinsten Teilstücke vorwärts bewegten.

Vorderrand der Kriechsohle, noch die sonstigen äußeren Sinnesorgane des Kopfes sein können, welche jene Orientierung vermitteln.

Wie steht es aber mit dem Tastsinn des reaktionsfähig zurückbleibenden unvollkommen dekapitierten Schneckenkörpers? Soll da nicht die Kriechsohle ein hervorragend feines Tastvermögen besitzen? Und gerade sie kommt doch von allen Körperteilen allein mit dem Boden, den aufsteigenden und abfallenden Flächen in Berührung, deren Lage im Raum zu erkennen so wichtig für das dahinkriechende Tier ist?

Was für Tastreize aber kämen da an der Sohle in Betracht, die eine richtende Wirkung auf dem Wege, den der kriechende Körper einzuschlagen hat, ausüben könnten? Da kommen nur Druck- und Zugempfindungen in Frage. Einmal drückt die Last des Körpers beim Kriechen auf die Unterlage und damit indirekt auf die Sohle, ferner aber zieht die der Unterlage adhärierende Sohle vermittels der bekannten lokomotorischen Wellen im Vorwärtskriechen die Last des Körpers nach sich. Die Intensitäten beider Reizformen würden dann abhängig sein von der Lage, welche die zu bekriechende Fläche im Raume einnimmt. Die Druckempfindung muss naturgemäß am stärksten sein, wenn die Last des Körpers senkrecht auf die Fläche der Sohle wirkt, d. h. also, wenn das Tier auf der Oberseite horizontaler Flächen kriecht, zumal dann Körperschwere und die Adhäsionskraft der Kriechsohle gleichgerichtet sind. Sie wird um so schwächer sein, je mehr sich die vom Tier bekrochene Fläche der Vertikalen nähert, sie wird aber fehlen, wenn das Tier sich an der Unterseite horizontaler Flächen adhärierend fortbewegt. Der Zug hingegen, den die Kriechsohle in ihren einzelnen Teilen erleidet, indem sie die Masse des Körpers fortbewegt, wird am stärksten sein, wenn die Schwere des Körpers der Lokomotionsrichtung entgegengesetzt, am geringsten aber, wenn sie dieser gleichgerichtet ist. Das erstere tritt ein, wenn das Tier an einer lotrecht gestellten Fläche vertikal nach oben kriecht, das letztere im entgegengesetzten Falle an derselben Fläche.

Bei der Fortbewegung unter Wasser lotrecht aufwärts, also der negativ-geotaktischen, würden somit die Druckempfindungen ein Minimum, die Zugempfindungen der Sohle aber ihr Maximum erreichen und schief gelegene Flächen müssen, je mehr sie zur Lotrechten hinneigen, die Zugempfindungen steigern, die Druckempfindungen aber herabmindern.

Da nun aber das Tier an der gleichen geneigten Fläche sowohl auf deren Oberseite als auch an deren Unterseite adhärierend seinen Weg nach oben findet, können wir die Druckempfindungen unmöglich als richtenden Faktor gelten lassen, weil sie das eine Mal wirk-

sam sind, das andere Mal aber fehlen, der in beiden Fällen gleiche Endeffekt, nämlich die negative Geotaxis, also unmöglich von ihnen hervorgerufen werden kann.

Somit bleiben von den verschiedenen Modifikationen des äußerlich wirkenden Tastsinnes nur die Zugempfindungen übrig, die ihr Maximum erreichen zugleich mit der größten Anstrengung, die eben dann nötig ist, wenn das Tier vertikal aufwärts kriecht. Also könnte die Stärke der Zugempfindungen an der Sohle zugleich ein Kriterium dafür sein, ob nicht nur ein Weg überhaupt nach oben führt, sondern auch, ob er mehr oder minder steil ansteigt, d. h. ob er der direkteste dorthin ist. Das Tier würde also, um aus dem Wasser heraus an die Luft zu gelangen, immer den anstrengendsten Weg einzuschlagen haben, somit in der Stärke der Zugempfindungen, welche die Kriechsohle erleidet, ein Orientierungsmittel besitzen, das zwar auf der Horizontalen das Tier indifferent ließe, ihm sonst aber unter Umständen wohl den Weg nach oben weisen müsste. Wir könnten rein theoretisch also den Tastsinn in dieser Form vielleicht wohl für die negative Geotaxis der Tiere unter Wasser verantwortlich machen; wie das mit den Resultaten unserer Versuche harmoniert, das mögen folgende Betrachtungen zeigen.

Das Umkehren der Tiere auf der Schaukel bei deren Wendung würde dann soviel bedeuten, als dass sie die plötzliche Verminderung der Zugempfindung auf der Sohle, d. h. mit anderen Worten der Anstrengung beim Kriechen, damit beantworten, dass sie jedesmal von neuem den Weg aufsuchen, der der anstrengendste für sie ist und somit den stärksten Zugreiz auf die Sohle ausübt. Ob die Empfindlichkeit der Kriechsohle für Zugwirkungen wirklich so fein sein kann, dass sie das Tier schon auf Anstiegswinkel von 15—20° reagieren lässt, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls müssten dann die Tiere jeden der überhaupt möglichen Wege so weit ausprobieren, dass sie jene Wahl des steilsten unter ihnen treffen könnten. Das geschieht aber bei ihrer Umkehr auf dem Schaukelbrett keineswegs. Niemals suchen sie erst nach dem Wege, sondern erheben entweder sogleich nach der Wendung der Schaukel den Vorderkörper so, als wollten sie ihren Weg in der alten Richtung nach oben fortsetzen, oder sie vollziehen sogleich ohne langes Suchen kriechend die Umkehr in die neue aufsteigende Richtung, sobald nur die Bedingung für die Lokomotion, d. h. der Kontakt zwischen Kriechsohle und Substrat, erfüllt ist. Sie erkennen die neue negativ-geotaktische Lokomotionsrichtung also schon, noch ehe sich die Steilheit des Anstieges durch verstärkte Zugreize auf die Sohle geltend machen konnte. Nur zur Fortbewegung in der neuen Richtung ist also der Sohlenkontakt nötig, nicht aber zum Erkennen derselben. Das zeigt auch schon das oft zu beobachtende häufige

Emporheben des Vorderkörpers unter Wasser kriechender Tiere, so lange ihr Weg nicht zum Wasserspiegel hin gerichtet ist, sondern horizontal verläuft.

Die Anstrengung bei der Lokomotion unter Wasser müsste weiter aber einer Erhöhung resp. Verminderung des Körpergewichts proportional sein, d. h. je größer die Last des Körpers, um so größer müssten die Zugempfindungen an der kriechenden Sohle sein und umgekehrt. Wir dürften also nach unseren Voraussetzungen erwarten, dass eine Erhöhung resp. Verminderung des Körpergewichts zugleich die Exaktheit der negativ-geotaktischen Reaktionen steigert oder aber herabmindert. Bringen wir indessen einige unserer Versuchstiere (*Limax agrestis* oder *Arion hortensis*) in Medien von geringerer, einen anderen Teil aber in solche von fast der gleichen Dichte, als sie ihr eigener Körper besitzt, so erfolgen die negativ-geotaktischen Fluchtbewegungen in genau der gleichen Weise. Die Tiere nehmen, in Erdöl, Paraffinum liquidum (das sich hierzu am besten eignete) oder aber stärkere Lösungen von Magnesiumsulfat, Dextrin oder am besten Zucker versenkt, sofern sie nicht, vom ungewohnten Medium gereizt, sich in einer dichten Schleimhülle verbergen, ihren Weg ebenso prompt nach oben wie im Wasser. Nur ein Unterschied bezüglich der Kriechweise macht sich bei diesen Versuchen bemerkbar: Je geringer die Dichte des umgebenden Mediums, um so mehr wird von der Kriechsohle zur Lokomotion benutzt. Wir haben schon oben gesehen, dass die Tiere im Wasser nur etwa die Hälfte oder die vorderen zwei Drittel der Sohle beim Kriechen nach oben benutzen. Die zuletzt erwähnten Versuche aber zeigen uns, dass sie sich in spezifisch noch schwereren Lösungen sogar nur eben etwa des vorderen Viertels, in spezifisch sehr leichten Medien (Ölen u. a.) aber der ganzen Fläche ihrer Kriechsohle wie bei der Lokomotion zu der Luft bedienen. Das deutet darauf hin, dass die Tiere stets nur ein dem Zuge ihrer Körperlast entsprechendes Quantum lokomotorischer Kraft beim Kriechen überhaupt aufwenden. Somit erscheint ein Einfluss der jeweiligen Körperschwere auf die mehr oder minder genaue Innehaltung der Richtung und auf die Beschleunigung ihrer Bewegung ausgeschlossen, denn die vermehrte Anstrengung beim Aufwärtskriechen im spezifisch leichteren Medium wird, wie wir sahen, wettgemacht durch Verwendung eines größeren Teiles der Kriechsohle und umgekehrt eines geringeren bei verminderter Anstrengung in spezifisch schwerem Medium. Die negative Geotaxis der Tiere wird also dadurch in keiner Weise beeinflusst. Immerhin könnte trotz der Lokalisation der jeweiligen Zugempfindung auf die ganze oder nur auf die vordersten Teile der Kriechsohle der beim Emporkriechen stärkste Zug des Körpers auf die Sohlenfläche orientierende Wirkung ausüben, sofern dieser Reiz nur

überhaupt zur Perzeption gelangt, was indessen ausgeschlossen erscheint.

Aber lassen sich nicht alle die Zugempfindungen, die doch eine direkte Folge der Körperschwere sind, einfach ausschalten dadurch, dass wir die Schwerkraft überhaupt wirkungslos machen? Sehr wohl! Ein Medium von der gleichen Dichte, wie sie dem Schneckenkörper als Ganzem zukommt, muss doch die Wirkung der Schwerkraft auf den Körper und mit ihr alle Zugreize (und zugleich die schon oben erwähnten Druckreize) völlig aufheben. Nur die Reibung der adhärierenden Sohle auf der Unterlage bliebe als solche erhalten. Sie ist aber im betreffenden Medium auf jeder beliebig gerichteten Fläche unter sonst gleichen Umständen die gleiche und für die Orientierung somit belanglos. Auch in einem solchen Medium bleibt aber die negative Geotaxis erhalten. Das zeigen die folgenden Versuche:

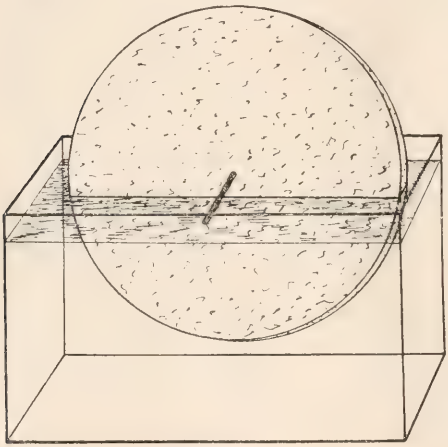


Fig. 5.

Ein Glasaquarium wurde etwa zur Hälfte mit so starker Zuckerlösung gefüllt, dass hineingeworfene Tiere (*Limax agrestis*), weil spezifisch leichter, sogleich obenan schwammen. Dann ward allmählich so viel Wasser zugesetzt, bis die Tiere inmitten der Flüssigkeit, die sie, wie schon erwähnt, im Gegensatz zu Dextrin-, Gummi-, Kochsalz- oder Ammoniumsulfatlösung ausgezeichnet vertragen, schwebten, d. h. bis das spezifische Gewicht der Lösung gleich ihrem eigenen war. Hierbei musste auch der größere oder geringere Luftvorrat in der Atemhöhle der Tiere mit in Betracht gezogen werden. Um den sehr störenden Schwierigkeiten zu begegnen, welche hier der Gewichtsverlust dem Tiere beim Kriechen (vgl. oben!) bereitet, wurde statt der Schaukel hierbei eine kreisrund geschnittene Torfscheibe benutzt, die, um eine ihr Zentrum durchbohrende Stahlachse drehbar, so am Aquarium angebracht war, dass ihre ganze untere Hälfte in die Flüssigkeit eintauchte, also etwa so, wie das obenstehende Figur (Fig. 5) zeigt. Die Drehscheibe stand somit vertikal in der Flüssigkeit, ihre Achse horizontal über dem Aquarium. Nun wurden *Limax*-Exemplare außerhalb der Flüssigkeit an der Scheibenfläche so zum Haften gebracht, dass sie, in Lokomotion begriffen, durch langsames Umdrehen der Scheibe allmählich völlig in die Flüssigkeit eingetaucht, Kopf unten an der

Scheibe saßen. Sie kehrten, nur fast das vorderste Viertel der Sohle zum Kriechen benützend, immer prompt nach oben um. So oft man sie auch durch immer neues Nachdrehen der Scheibe vom direkten Wege nach oben abzubringen versucht, immer wieder von neuem schlagen sie die Richtung dorthin ein. Dasselbe tun auch die in oben beschriebener Weise unvollkommen dekapitierten Tiere unter denselben Bedingungen. Machen wir dann den gleichen Versuch, aber unter Benutzung einer Zuckerlösung von spezifisch größerer Schwere als der des Versuchstieres, so zeigt auch hierin das Tier seine negativ-geotaktische Tendenz sehr deutlich, so lange ihm der starke Auftrieb, dem es hier unterliegt, das Anhaften an der Scheibe nur irgend gestattet. Also nicht nur, wenn wir die Schwerkraft, d. h. den Zug nach unten, ausschalten, nein, selbst dann noch, wenn wir an deren Stelle starken Auftrieb, also einen Zug nach oben, setzen, bleibt die negative Geotaxis der Versuchstiere erhalten. Das gilt von unvollkommen dekapitierten Tieren ebensowohl wie von heilen. Auch sie lassen sich durch das Drehen der Scheibe nicht von der negativ-geotaktischen Richtung ablenken.

Das Tastempfinden der Sohle kommt also auch nicht als unmittelbare Ursache für die negative Geotaxis der Tiere in Frage.

Die bisher von uns berücksichtigten Tastempfindungen waren lediglich äußere und wir haben somit noch jene inneren bezüglich der Möglichkeit ihrer Mitwirkung bei der Orientierung zu betrachten, deren Sitz die tiefer gelegenen Teile des Körpers sind. Wie also steht es mit diesen, d. h. mit dem sogen. Muskelsinn jener Modifikation des Tastsinnes, deren adäquate Reize repräsentiert werden von denjenigen Zug- und Druckwirkungen, welche die einzelnen Teile des Körpers in Ruhe und Bewegung aufeinander ausüben, hinsichtlich der negativen Geotaxis unserer Versuchstiere?

Wir wissen, dass die Empfindung der Zugwirkung gehobener Körperteile sehr wohl die Unterscheidung von oben und unten gewährleistet. Das ist aber nur möglich, so lange die Schwere des gehobenen Körperteils solche Zugempfindung bewirkt. Schalten wir jene, wie das schon oben geschah, aus, so würde damit zwar die Orientierung über die Lage der einzelnen Körperteile zueinander, d. h. ihre jeweilige Krümmung resp. Streckung, nicht gestört, über die Lage des Körpers und seiner einzelnen Teile im Raume wird aber jede Orientierung unmöglich. Dieser innere Tastsinn, oder der „Muskelsinn", würde also niemals eine Orientierung im Raume vermitteln können, wenn nicht die Schwerkraft auf den Körper und alle seine Teile wirkte. Wir sahen aber, dass der negativ-geotaktische Fluchtreflex auch in Medien erhalten blieb, welche die gleiche Dichte besitzen wie der Schneckenkörper selbst. D. h. also,

auch die Aufhebung der Körperschwere beeinträchtigt das Orientierungsvermögen der Tiere unter Wasser in keiner Weise.

Damit scheidet aber zugleich auch der Muskelsinn aus der Reihe der für die negativ-geotaktische Orientierung dieser Tiere unter Wasser überhaupt in Betracht kommenden Faktoren aus.

Weder äußere noch innere Tastreize leiten also die Tiere auf ihrer Flucht aus dem Wasser nach oben. Vielleicht wäre aber hier noch an die Verminderung des hydrostatischen Druckes in negativ-geotaktischer Richtung als richtende Kraft zu denken.

Bringen wir eine Anzahl heiler oder auch unvollkommen dekapitierter *Limax*-Exemplare so unter Wasser, dass dieses nur eben ihre Körper bedeckt, so reagieren sie dennoch, wie sonst, negativ-geotaktisch und klettern alsbald aus dem gefahrbringenden Medium heraus. „Ein konstanter Druck wirkt im allgemeinen nur bei seiner Entstehung und seinem Verschwinden als Reiz, und zwar um so stärker, je rascher er pro Zeiteinheit ansteigt und je größer die Deformation ist, die er bewirkt" (Pütter, 1911, p. 587). Sollte also der in solch seichtem Wasser doch so geringe hydrostatische Druck schon hinreichend sein, genügend starke Deformationen an inneren oder äußeren Organen des Tastsinnes (d. h. hier des Drucksinnes) zu bewirken, sollte seine gemäß dem Lokomotionstempo der Tiere doch recht langsam fortschreitende Verminderung in der Richtung nach oben sich rasch genug vollziehen, um einen adäquaten Reiz für die rezipierenden Organe des Tastsinnes abgeben zu können? Wir wissen von unseren früheren Untersuchungen her, dass *Limax* auf der Schaukel unter Wasser auf einen Neigungswinkel von 15—20° bei Kippung des Schaukelbrettes auch dann prompt durch Umkehr reagiert, wenn sie mitten über dem Drehungspunkte des Brettes sich befand, also in der gleichen Wassertiefe und unter demselben hydrostatischen Drucke verblieb. Wenn unter solchen Umständen der hydrostatische Druck dennoch als richtender Reiz betrachtet werden soll, müsste vom Versuchstier im vorliegenden Falle die Druckdifferenz zwischen vorderem und hinterem Körperende empfunden werden und diese verschieden starken Druckempfindungen müssten die negativ-geotaktischen Bewegungen bewirken. Diese Druckdifferenz, die in Anbetracht der geringen Länge des Versuchstieres und des Neigungswinkels, den das Schaukelbrett einnahm, schon bei jenem Versuche nicht groß sein kann, verringern wir auf ein Minimum, wenn wir unter sonst gleichen Bedingungen, das Tier anstatt, wie eben, in der Längsrichtung, quer auf das Schaukelbrett, also genau über dessen Drehungsachse setzen. So wird jene Druckdifferenz nur durch die geringe Breite des Tieres bedingt, den gleichen Neigungswinkel vorausgesetzt. Sie kann sich also auch nur an den Seiten des Tieres geltend machen und ist in

der Tat minimal. Trotzdem reagiert auch in solcher Lage das Tier negativ-geotaktisch, indem es die ansteigende Richtung einschlägt. Ferner aber haben wir gesehen, dass auch Tiere jene Reaktionen beibehalten, denen wir die ganze hintere Körperhälfte amputiert hatten. Auch sie reagierten über dem Angelpunkt der Schaukel auf jede Kippung prompt durch Umkehr nach oben. Also keine Spur von einem Ausfall der negativ-geotaktischen Tendenz, weder bei Verminderung der Reizintensität auf ein Minimum, noch bei Verkürzung des Tieres um eine halbe Körperlänge, auch nicht bei unvollkommener Dekapitation. Schon hier aber will ich erwähnen, dass sich die Tiere nicht nur in Flüssigkeiten, sondern auch in gewissen Gasen negativ-geotaktisch zeigen, eine Tatsache, die deutlich genug beweist, dass die Druckverminderung im Wasser nach der Oberfläche hin keine oder eine nur sehr nebensächliche Rolle bei jener Art der Orientierung spielen kann.

Somit können wir auch wohl behaupten, dass weder der hydrostatische Druck, noch Druck- und Tastreize überhaupt zu der negativ-geotaktischen Tendenz der Tiere irgendwie in engerer Beziehung stehen.

(Schluss folgt.)

Rasseverwandtschaft und Eiweifsdifferenzierung.

Von Heinrich Glock aus Antwerpen.

Aus dem zootechn. Institut der Universität Bern. Vorstand: Prof. Dr. U. Duerst.

Einleitendes.

Verschiedene Gruppen innerhalb einer domestizierten Tierspezies nennt man Rassen. Die Rasse kann sich in verschiedene Typen weiterspalten, die sich, wenn einigermaßen ausgeglichen, als Schläge darstellen und sich allmählich selbst zu Rassen (Tochterrassen) festigen können. Die Schwierigkeit der Durchführung dieser Nomenklatur liegt in dem Fehlen eines Maßstabes, wo der Schlag aufhört und die vollwertige Rasse anfängt. Schon beim Definieren des Rassebegriffes drängt sich eine gewisse Willkür und ein subjektives Moment ein: es mangelt eines scharfen Kriteriums. Weitere Komplikationen entstehen beim Versuch eines Anschlusses an die zoologische Systematik. Theoretisch und rein schematisch müsste man fordern, dass die Tierzüchtung eine Fortsetzung der zoologischen Einteilung in der Richtung nach unten anstrebt, d. h. dass der kleinste zoologische Ordnungsbegriff, die Spezies, der größte des Züchters ist, dass er quasi seiner ganzen Tätigkeit nach damit beschäftigt ist, die Art aufzulösen. Diese Auffassung schafft auf dem Papier Ordnung, sie gewährt aber keinen Einblick in die eigentlichen Beziehungen, sie gebiert keine Erkenntnisse. Über den Umfang und die Entfernung der Verwandtschaft unter den Tieren bleibt ein recht weites und tiefes Dunkel gebreitet.

Schon der Artbegriff, der eine unverrückbare Grundlage abgeben sollte, ist im Lichte des Entwickelungsgedankens seiner zu früh sanktionierten Unantastbarkeit entkleidet und in etwas Labiles verwandelt worden. Er ist nur mehr ein Zustand, der gegenwärtige Zustand eines meist noch weiterschreitenden Prozesses. Und weiterhin hat die Lehre von der Phylogenie gezeigt, wie ähnlich eigentlich die Rassebildung der Haustiere der Artentstehung der freilebenden Tiere ist. Und die Rassen unterscheiden sich ja in so mannigfachen Merkmalen, dass man sie in dieser Beziehung zu Arten erheben müsste und könnte. Den Einfluss des Menschen als einen künstlich-unnatürlichen Faktor zum entscheidenden Moment zu machen, ist schon deswegen nicht ganz richtig, weil es nicht immer zu beweisen: eine Art kann schon gespalten gewesen sein, bevor sie mit dem Menschen in Fühlung kam. Man denke an die Abstammung des Rindes. Und dann ist die Züchtung auch gar nichts Wesensanderes als die phylogenetische Entwickelung, weil sich der Mensch derselben Hilfsmittel bedienen muss wie die Natur. Seine Einwirkung ist also nicht „künstlich", sie beschleunigt nur den ganzen Prozess außerordentlich. Etwas Ähnliches ist sicher auch bei den Tieren der Fall, die mit anderen Tieren in einseitiger Symbiose, einer Art Sklaverei leben, etwa bei Aphiden, die von Ameisen wie Haustiere gehalten und in vieler Beziehung beeinflusst werden. Bleibt also als einziges wirklich typisches Unterschiedsmerkmal die noch zu geringe Konsolidierung der Rassen. Sie sind mit einem Wort — zu jung, um Arten sein zu können. Das ist, selbst wenn atavistische Rückschläge selten geworden sind, sehr leicht zu zeigen. So konnte Duerst(1) innerhalb der ontogenetischen Entwickelung eines einzigen Individuums in allen Körperteilen, auch im Skelett, die Formen von dessen vorrassigen Ahnen dadurch erhalten, dass er die genügende Ernährung, die bei der Rassebildung mitgewirkt hatte, ausschaltete. Zum anderen verrät sich das geringe Alter der meisten Rassen in der äußerst leichten Vermischbarkeit dieser. Wohl alle Pferde- und Rinderrassen bleiben nur unter Wachsamkeit des Menschen rein und würden sich, freigegeben, sofort durchkreuzen. Das Gefühl der Rassezugehörigkeit fehlt: sie fühlen als Artgenossen aber nicht — noch nicht als Rassegenossen. Typisch ist jedoch, dass es Tauben- und Hühnerrassen gibt, die sich freiwillig nicht oder doch erst nach einiger Zeit zur Begattung zusammenfinden. Hier zeigt sich wieder der Übergang zu den Spezies, unter denen es bekanntlich viele gibt, die sich unter freien, natürlichen Verhältnissen verbastardieren. Offenbar ist also in den Rassen sehr Verschiedenwertiges zusammengefasst und ihre verwandtschaftliche Entfernung scheint eine recht verschiedene. Über eine vor einigen Jahrzehnten auf bekannte Weise gebildete Rasse kann ja kein Zweifel bestehen, aber von

vielen prähistorischen Rassen weiß man gar nichts und kann oft darüber streiten, ob sie sich allein unter Bewirkung von Land und Klima bildete und die Beziehungen zum Menschen nur insofern eine Rolle spielten, als sie ohne ihn nicht in dieses Land unter diese Bedingungen gekommen wäre oder aber ob die Menschen schon mehr oder weniger bewusst seine Paarung beeinflussten, so dass die Naturrassen nur alte Kunstrassen wären.

Arteigenheit des Eiweifses.

Vor allem fehlt eine Erkenntnis, warum manche Tiere bei großer morphologischer Ähnlichkeit sich doch als streng artfremd verhalten, während zwischen etwa einem Bernhardiner und einem Zwerghündchen gar keine Hemmung zu bestehen scheint, es sei denn eine mechanische. Und ebenso fehlt noch heute jeglicher Maßstab, der eine Beurteilung erlaubte, ob irgend zwei beliebige Tiere nach Gattung, Art, Unterart oder Rasse zu trennen sind. Die Morphologie und die mikroskopisch suchende Anatomie konnten ihn ebensowenig finden wie die Fruchtbarkeitsverhältnisse eine Regel bilden konnten. Eine neue Hoffnung brachte neuerdings der kleinste Baustein der Zelle, das Eiweißmolekül. Während nämlich die organischen Bestandteile des Körpers wie die Fette, Kohlehydrate, niederen Stickstoffverbindungen etc. in allen Tieren die gleichen sind, zeigte der eigentliche Träger des Lebensvorganges die unerwartete Eigenschaft, bei jeder Tierspezies etwas anderes zu sein. Es werden wohl geringfügige Lagerungsunterschiede der aromatischen Gruppe oder deren Seitenketten sein, welche die Arteigenheit des Molekels bedingen, die aber doch den Charakter soweit bestimmen, dass artfremdes Eiweiß nicht zur Ernährung der Gewebe, d. h. zum Ersatz verbrauchten arteigenen Materials verwendbar ist. Deshalb wird das gesamte aufgenommene, pflanzliche wie tierische Eiweiß in der peptischen Magenverdauung zunächst seiner Arteigenheit entkleidet, im Darm weiter gespalten, resorbiert und erhält im Darmepithel beim Wiederaufbau dann die körpereigene Beschaffenheit und Struktur. Die Epithelzellen haben bei ihrer Spezialisierung für die verdauende Funktion diese Fähigkeit allein behalten, so dass eine unter ihrer Umgehung in den Körper gebrachte körperfremde Eiweißmenge im Blute unverändert zirkuliert und als fremder Bestandteil empfunden wird. Bekanntlich reagieren die Blutbildungsstätten, besonders das Knochenmark und die Milz darauf durch Bildung von Gegenkörpern, die dann im Blut (und auch im Reagenzglase) das fremde Eiweiß ausfällen. Und da sie nur mit dem Eiweiß reagieren, das ihre Bildung veranlasste, da sie spezifisch sind, benützt man Sera mit solchen Gegenkörpern, Antisera, um Eiweißlösungen fraglicher Herkunft zu identifizieren. Die Bedeutung für Verwandtschaftsuntersuchungen liegt dabei in der

Tatsache, dass Eiweiß nahestehender Tiere von dem dritten Antiserum liefernden insofern nicht unterschieden werden kann, als die von ihm gebildeten Präzipitine mit dem Körpereiweiß beider Tiere gleich reagieren. Das führte bezw. zwang zu der Auffassung, das Eiweiß der beiden Verwandten sei eben das gleiche, die Entfernung der Tiere sei keine (phylogenetisch: noch keine) so große, dass sie im Bau des Eiweißes ein Spiegelbild habe. Durch einen Zufall kam Uhlenhuth (2) dahinter, dass ein Unterschied doch bestehe, dass er nur zu klein sei, um von jenem dritten Tier empfunden zu werden. Gibt man nämlich jedem der beiden Tiere das Eiweiß des anderen in die Blutbahn, dann reagieren sie beide und man kann durch solche kreuzweise Immunisierung leicht die Lücken ausfüllen, die bei der ersten Methode von jenen „Verwandtschaftsreaktionen" gelassen wurden. Es gelingt mit Sicherheit, *Lepus timidus* von *cuniculus*, *Canis familiaris* von *vulpes*, die Anthropoiden von den Anthropinen, die Gattung *Columba* von der Gattung *Gallus* etc. zu unterscheiden. Andererseits scheitert die Methode bei *Equus caballus* und *asinus*, sowie bei den Gattungen *Ovis* und *Capra*. Ferner nach den bisherigen Angaben bei allen Rassen. Schon diese wenigen Proben zeigen, wie die Systematik so auffallend geringe Bestätigung findet durch den Maßstab der Eiweißdifferenzierung. Es gibt Gattungen, die sich so nahe zu stehen scheinen wie Rassen. Immerhin aber wäre die Methode doch sehr geeignet, einen Maßstab abzugeben, denn sie bildet, wie man sieht, sehr natürliche Abstufungen, die sich wie von selbst ergeben: Erstens Tiere, die in einem Dritten noch eine Differenzierung ihres Eiweißes zulassen, zweitens solche, die das nur gegenseitig können und drittens gar Tiere, die sich so nahe stehen, dass sie nicht einmal gegenseitig ihr Körpereiweiß als fremd empfinden. Dazu könnte man als vierte Kategorie noch eine Prüfung auf Anaphylaxie anreihen, da ja das Eintreten eines anaphylaktischen Anfalles in noch höherem Maße für feine Unterschiede empfindlich ist. Damit ist also eine Skala gegeben durch Modifikationen in der Art der Reaktion event. noch bedeutend verfeinert werden kann. Und damit ist auch der Plan für die Versuchsreihe gegeben, die auf die Fragestellung aufgebaut werden soll, ob es überhaupt Rassen gibt, die sich durch Eiweißdifferenzierungen unterscheiden lassen, und wenn ja, inwieweit dadurch ihre verwandtschaftlichen Beziehungen geklärt werden können.

In der Literatur ist wenig über diese Frage bekannt geworden. Die meisten Autoren konstatierten, dass die Niederschläge ausbleiben, wenn man bis zu den Haustierrassen heruntergeht und wandten sich dann von der Frage ab. Auch Nuttall (3), der nicht weniger als 16000 Reaktionen im ganzen Tierreich anstellte, hat nicht weiter danach geforscht. Einzig Linossier und Lemoine (4) arbeiteten mit Rinderrassen. Sie behandelten ein Kaninchen mit

Blut der Limousine-Rasse und prüften dessen Antiserum mit Blut von Vertretern der race charollaisse, bretonne, normande, vendéenne. Sie erhielten überall Niederschläge, die sich auch durch Menge, Zeit und Verdünnungsgrad nicht unterschieden. Rinderrassen eines Landes, deren Entstehung fast noch den Daten nach bekannt ist, lassen hierzu auch a priori nichts Positives erwarten.

Hühner als Versuchstiere.

Um diesem Fehler zu begegnen, wurden zu den vorliegenden Versuchen möglichst alte, weit entfernte Rassen gewählt. Und zwar sprachen eine Reihe von Vorteilen für Hühner: sie sind vor allem ihrer ganzen Konstitution nach sehr resistent, ertragen Injektion und Blutentnahme ohne zu kränkeln und die Ernährung zu unterbrechen, liefern in den Eiern bequem zugängliche Eiweißmengen, sind billig und reinrassig zu beziehen, ohne große Stallungen zu halten etc. und haben vor allem gleich den Kaninchen die wertvolle Eigenschaft, gute Antiserumbildner zu sein. Eingestellt wurde die Versuchsserie auf Unterscheidung der häufigsten Landrasse, dem Italienerhuhn in der rebhuhnfarbigen Spielart, gegen das seidenfedrige („japanische") Negerhuhn. Dieses zeigt ja auch, abgesehen von dem abweichenden Federbau, der als sekundäre Rückbildung für die Verwandtschaftsfrage weniger Bedeutung hat (5), so tiefgreifende Unterschiede, wie besonders die schwarze Pigmentierung des Integuments, des Periosts und sogar der Muskelscheiden (6), dass der Abstand von den anderen Rassen ein ziemlich bedeutender sein muss. Auch ist es wahrscheinlich gemacht, dass seine Heimat isoliert von den anderen in Afrika und nicht in Südchina und Indien zu suchen ist.

Unterscheidung der Blutzellen.

Zunächst war noch festzustellen, ob sich die Rassen ihrem Blute nach nicht auch schon auf andere Weise unterscheiden ließen, worüber keine Angaben zu finden waren. So wurde mit mikrometrischen Messungen nach einem Größenunterschied in den Blutzellen gesucht. Aus zahlreichen Messungen sollte durch Zeichnung einer Kurve oder unter Zuhilfenahme der modernen Rechnungsmethoden event. eine kleine Differenz nachweisbar werden. Bald zeigte sich aber, dass auf diese Weise nichts zu erreichen war. Ob eine Zelle, die ja oval und plattgedrückt, die richtige Lage hat, um die größten Dimensionen zu zeigen, das ist durch Verschiebung der optischen Bildebene bei einiger Übung zwar ziemlich leicht und genau festzustellen. Aber die Fehler, die aus den geschätzten Bruchteilen der Teilstriche und aus Veränderung des Stromas durch die wechselnden Bedingungen (Temperatur, Kochsalzzusatz etc.) erstehen, sind zweifellos größer als ein allenfalls vorhandener, sicher äußerst geringer Rassenunterschied. Bei Einbettungsverfahren

kommt die Möglichkeit verschieden starker Schrumpfung bei kleinen Behandlungsdifferenzen der Präparate dazu, so dass von weiteren Untersuchungen in dieser Richtung abgesehen wurde.

Hämoglobingehalt im Blute.

Ähnlich ging es mit der Bestimmung des Hämoglobingehaltes des Blutes, der bei Vollblut- und Kaltblutpferden so interessante Unterschiede aufwies (7). Drei Neger- und drei Italienerhühnern wurde aus derselben Vene, zur selben Zeit, bei gleicher Fütterung, auf gleiche Weise Blut entnommen und dieses mit dem Sahli'schen Hämometer auf Hämoglobingehalt geprüft. Diese Methode vereint die Möglichkeit einfachen und deshalb raschen Experimentierens mit ziemlich großer Genauigkeit: Ein bestimmtes Quantum Blut wird mit Salzsäure versetzt und dann so lange mit Wasser verdünnt, bis die durch die Aussalzung eingetretene Braunfärbung soweit aufgehellt ist, dass sie genau die gleiche Farbennuance zeigt wie eine beigegebene bestimmt abgetönte Glyzerinlösung. Je höher also der in der Blutfarbe zum Ausdruck kommende Hämatingehalt, desto größer der zu seiner Verdünnung nötige Wasserzusatz, desto höher damit auch die Säule der Blutlösung in dem Gläschen. Aus dieser Höhe lässt darum eine Skala den Prozentsatz des Hämoglobingehaltes direkt ablesen. Die anfänglich größeren Schwankungen wurden bei drei weiteren Wiederholungen infolge genauerer Messungen und größerer Übung immer kleiner und schließlich fanden sich alle Blutproben zwischen 60 und 65 der Sahli'schen Skala. Auch hier lässt sich also sagen, dass der Rassenunterschied, wenn überhaupt vorhanden, innerhalb der Fehlergrenze liegt, die dem Verdünnungsverfahren naturgemäß gezogen sind.

Eiweifsdifferenzierung. Injektionsmethode.

Nunmehr konnten die eigentlichen Versuche der Eiweißdifferenzierung vorbereitet werden. Als Antiserumbildner sollten Kaninchen Verwendung finden. Um Verluste durch Umstehen während des Versuches zu vermeiden und überhaupt kranke Tiere als ungeeignet auszuschalten, kam eine größere Zahl schon mehrere Wochen vor Beginn des Versuches in die Ställe, so dass sich die Herde bis dahin gesäubert hatte und nur mehr aus gesunden Tieren bestand. Als Antigen diente Serum von durch Halsschnitt entbluteten Hühnern, nachdem es vollkommen klar zentrifugiert und dann durch Berkefeld-Kerzen sterilisiert worden war. Drei Kaninchen wurden durchaus gleichmäßig mit Italienerserum, drei andere mit Negerserum behandelt. Sie erhielten drei Injektionen von je einem Kubikzentimeter in eine Ohrvene. Bezüglich der zeitlichen Abstände ist zu erwähnen, dass zwar von der „Schnellimmunisierung“ abgesehen wurde (8), dass aber doch die bisher üblichen fünftägigen Abstände

in dreitägige verkürzt wurden. Die Anregung hierzu ging u. a. von den guten Erfahrungen aus, die man bei Unterscheidung pflanzlicher Eiweiße im hiesigen Gesundheitsamt gesammelt hatte (9). Es hat sich denn auch in allen folgenden Versuchsphasen gut bewährt. Zum Spritzen ohne Assistenz diente ein Kasten, aus dessen für verschiedene Größen verstellbarer Öffnung der Kopf des Kaninchens heraussieht. Zur Anschwellung der Venen fand in Ermangelung von elektrischen Birnen ein außen sauberes Glasgefäß Verwendung, das mit etwas Wasser erhitzt — und dadurch sterilisiert — auf das ausgebreitete Ohr gehalten wurde. Die Schwellung erfolgt rasch, ist durch das Wasser zu beobachten und das Tier wird nicht beunruhigt. Denn es scheinen ihm auch erhebliche Temperaturen keine Beschwerden, sondern ein angenehmes Gefühl zu verursachen. — Zur Injektion diente anfangs eine mehrere Kubikzentimeter fassende Spritze von Hauptner, später aber eine viel leichter und sicherer zu handhabende kleine Kokainspritze. Besonders bei den Hühnern ist diese bedeutend praktischer, weil häufig der hohe Flügelrand ein Halten der langen Spritze in der Richtung der Vene nicht erlaubt oder sehr erschwert und bei geringen Bewegungen der Hand oder des Tieres Perforationen der Gefäßwand vorkommen.

Am fünften Tag erfolgte die Blutentnahme zwecks Prüfung bei allen sechs Tieren. Es zeigte sich, dass sie Antikörper gebildet hatten. Doch bevor das Resultat berichtet wird, muss noch verschiedenes Allgemeines besprochen werden.

Die Technik der Reaktionen.

Es war von vornherein zu erwarten, dass neben der spezifischen Reaktion mit dem dem Antigen zugehörigen Serum — man könnte sie Hauptreaktion nennen — noch eine Nebenreaktion mit dem Serum der jeweils anderen Rasse eintreten würde. Beide brauchten aber nicht unbedingt gleich zu sein. Es bestand vielmehr die Möglichkeit, in der Intensität des Niederschlages in dem Sinne einen Unterschied zu finden, dass derjenige der Hauptreaktion rascher oder stärker oder bei noch stärkerer Verdünnung sichtbar würde. Das Suchen hiernach war aber vergeblich: wenn irgendein Unterschied aufzufallen schien, dann zeigte die Wiederholung der Reaktion mit den gleichen Seren, dass ebensogut das Gegenteil eintreten kann, dass also offenbar der Zufall waltet. Das bestätigt sich, wenn man der Sache weiter nachgeht. Die zahlreichen Angaben der Literatur, die von schwächeren und stärkeren Niederschlägen berichten, klingen zwar sehr einfach und klar und die betreffenden Autoren selbst mögen darin auch einen gewissen Maßstab sehen (10). Die Angaben verschiedener aber identisch zu setzen, scheint nicht zulässig. Denn vor allen Dingen wird dabei nie erwähnt, wie das Zusetzen des Antiserums gehandhabt wurde.

Lässt man dieses, wie wohl meist üblich, so langsam wie möglich an der Wand des Glases niederfließen, dann ist es immer noch vom Zufall abhängig, ob der Tropfen sich auf dem Serum ausbreitet und in vielen kleinen Strömchen nach unten fließt, oder an der Wand weiterfließend in dickem Strom nach unten geht. Da der Augenschein des Niederschlags das Entscheidende an dem ganzen Versuch ist, sind diese kleinen technischen Fragen von äußerster Wichtigkeit. Mischt sich nämlich in letzterem Fall das Antiserum nicht in das andere, sondern sitzt unten, nach oben in scharfer Schicht sich abgrenzend, dann entsteht an der Kontaktfläche ein wenn auch dünner, so doch sehr markanter Niederschlagsring. Schon bei geringfügiger Mischung ist dieser Ring verschwommen und schwerer (also später) zu erkennen. Bei starker Durchmischung ist der Niederschlag diffus in der ganzen Flüssigkeit zerstreut, also noch viel schwerer zu agnoszieren und dazu auch weniger typisch, weil leichter mit anderen Trübungen zu verwechseln. Es war leicht, mit hochwertigen Seren auf diese Weise eine Verzögerung der Niederschlagserkennung um 5—10 Minuten je nach der Verdünnung zu erzielen. Dass die ausgefällte Menge doch die gleiche ist, lässt sich ebenso leicht wie genau mit den kalibrierten Mellimetern nach Dr. Thöni zeigen (von Desaga-Heidelberg zu beziehen), die den in die Kapillare zentrifugierten Niederschlag in Kubikzentimeter angibt. — Bei schwachen Antiseren kann die Störung natürlich noch bedeutender werden. Aus diesem Grund müsste gerade beim Studium der Verwandtschaftsreaktionen ein anderes Verfahren des Serumzusatzes zur Verfügung stehen. Das erstliche Eingeben des schweren Antiserums und spätere Daraufschichten des verdünnten Serums ergab nicht den erwarteten Erfolg; dieses wühlt jenes beim Herabfließen zu stark auf. Wohl aber gelang es, den Zufall stark einzuschränken, wenn das Basisserum zuerst eingefüllt und dann das Antiserum direkt auf den Boden des Gläschens gebracht wurde, indem man eine dünne gleichmäßige Lautenschläger'sche Feinpipette in das Serum hinein mit der Spitze bis fast auf den Boden führte. Selbst wenn sehr wenig Antiserum vorhanden, so dass es nach dem Gesetz der kommunizierenden Röhren nicht aus der Pipette ausfließen kann, erreicht man dies durch langsames Heben, wobei es, ohne sich zu mischen, in senkrechtem Strahl sich nach unten senkt (wie umgekehrt bei Windstille und hohem Luftdruck der Kaminrauch) und sich dort ansammelt. Der Nachteil dieser Methode liegt in dem ständigen Wechseln der Pipetten, die außen benetzt werden und daher mitsamt dem Serumrest, der beim Ausblasen damit in Berührung kommen könnte, nicht mehr zu brauchen sind. Man wird sich aber bei naturwissenschaftlichen Arbeiten immer so einrichten können, dass genügend Material da ist. Ganz scharf wird die Kontaktscheibe auch nicht, aber sie ist stets gleich und da

der oberen Serumsäule gar kein A.-Serum zugemischt wird, ist der Zufall fast ganz ausgeschaltet. Damit werden Vergleiche zwischen einzelnen Reaktionen, auch zeitlich entfernten, möglich.

Im übrigen wurde aber nach der von Uhlenhuth (11) eingeführten Praxis gearbeitet und das nach seinen Angaben von Lautenschläger gebaute Instrumentarium benutzt. Zur Zentrifugierung zeigte sich in den verschiedensten Fällen die Suevia-Zentrifuge als durchaus geeignet, die mit Wasserturbine 2000 Touren erreicht.

Verhalten der Versuchstiere.

Opaleszierende Sera wurden bei Kaninchen nicht, bei Hühnern in zwei Fällen beobachtet. In dem einen so stark, dass es sofort auffiel und auch in der dünnen Säule der Feinpipetten zu erkennen war. Der andere Fall von Opaleszenz war viel schwächer und fiel zuerst durch die gleichmäßig schnelle Präzipitation in allen Gläschen auf, was ja bei den verschiedenen Verdünnungen nicht gut möglich ist. Die gleiche Trübung in der reinen Kochsalzlösung bestätigte dann den Verdacht. Schwach opaleszierende Sera sind demnach am gefährlichsten und machen die Kontrollprobe mit physiologischer Kochsalzlösung zur unbedingten Voraussetzung bei allen Reaktionen. Nach eintägigem Hungern war das Serum klar. Abgesehen von den Ernährungsverhältnissen schien es in diesen Fällen übrigens, als ob mangelnde Bewegung in engen Käfigen die Erscheinung begünstige. Wenigstens kam bei den anderen, in dieser Hinsicht günstiger gestellten Tieren sie nie vor. Als allgemeine Beobachtung sei hier noch erwähnt, dass keines der behandelten Tiere, soweit sie gesund waren, in der Präzipitinbildung versagte, wie dies bei den zahlreichen Bemerkungen in der Literatur über diesbezügliche individuelle Unfähigkeit erwartet werden musste. Das lässt die Vermutung aufkommen, dass manches so gedeutete negative Resultat vielleicht auf andere Ursachen, vor allem mangelnde Nahrungszufuhr zurückzuführen ist. Ein hungerndes Tier bildet ja bekanntlich keine Präzipitine. Nun kommt es aber häufig vor, dass schwächere Tiere von den anderen beim Fressen abgedrängt werden und so bei jeder Mahlzeit zu kurz kommen. Man muss also beim Füttern beobachten, es genügt nicht, das Futter hinzustellen und wegzugehen. Der Versuchsansteller der vorliegenden Versuche musste wiederholt aus diesem Grunde Tiere isolieren; wenn er sie nicht persönlich gewartet hätte, wäre dies von seiten der Bediensteten wohl kaum geschehen. Einzelkäfige, die natürlich diesen Fehler ausschließen, stellen trotzdem nicht das Ideal dar, da die Gesundheit, die bei diesen Versuchen einer großen Belastungsprobe unterworfen wird, durch die freie Bewegung in gemeinsamem Raume eine gute Förderung erhält. Besonders bei Meerschweinchen. Auch gewöhnen sich manche Tiere, wie Hühner, besonders Perlhühner,

nur bei gleichzeitiger Anwesenheit von Artgenossen an die Gefangenschaft.

Reaktion mit Italienerantiserum.

Von den drei mit Italienerserum behandelten Kaninchen lieferte eines kein Antiserum, was die natürliche Folge eines starken Blutverlustes war. Es war nämlich in einem Kampf mit anderen Männchen so stark zerbissen worden, dass es von beiden Ohren nur noch Stummel behalten hatte. Es muss sich dabei auch infiziert haben, denn es kränkelte und stand um, ehe sein Serum nochmals geprüft worden war. Die beiden anderen dagegen lieferten hochwertige Sera, sie erzeugten beide in Italienerserum 1 : 100 sofortigen, bei 1 : 1000 nach 3—4 Minuten, bei 1 : 10000 nach 40—50 Minuten einen deutlichen Niederschlag. Mit Negerserum versetzt ergab sich, wie schon berichtet, eine Nebenreaktion von gleicher Intensität. Dieses Resultat war ganz das, was sich nach allem bisher bekannten vermuten ließ. Trotzdem sollte die Gegenprobe es noch bestätigen.

Es erhielten demnach drei weitere Kaninchen Injektionen mit Negerhuhnserum in genau derselben Weise wie die drei ersten. Eines davon stand um, nachdem es einmal injiziert worden war, die anderen blieben gesund und lieferten Antisera, die sich in der Hauptreaktion gegen Negerserum als vollwertig erwiesen, die aber gegen Italienerserum ebenso rasch Niederschläge ergaben.

Schlüsse aus den Reaktionen.

Danach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass an Hand dieser Methode rassenspezifische, rassendifferente Antisera nicht zu erzeugen sind. Eine absolute Unmöglichkeit, aus dem Kaninchen überhaupt solche zu erhalten, erhellt daraus noch nicht; die Methode ist ja nach verschiedenen Richtungen hin zu modifizieren. So z. B. stellt sich Uhlenhuth (12) vor, — „dass der Tierkörper auf die Einspritzung von artfremdem Eiweiß besser reagiert als auf das Eiweiß nahe verwandter Tiere. Denn das Bluteiweiß zweier verwandter Tiere besitzt zum Teil gemeinsame Rezeptoren und er findet daher in dem verwandten Organismus weniger bindende Gegengruppen, vielmehr zahlreiche gleichartige Gruppen, die eine Verankerung und somit eine Antikörperbildung illusorisch machen. Aber es sind doch bei den verwandten Blutarten nicht alle Rezeptoren gemeinsam; außer den gemeinsamen sind eben noch besondere da und diese müssen die Antikörperbildung besorgen. Es ist daher notwendig, dass mit den eingeführten gemeinsamen Rezeptoren ein gewisses Plus der besonderen Gruppen zur Wirkung gelange. Es bedarf daher vielleicht einer längeren und energischeren Vorbehandlung der Tiere.“ — Es gelang ihm auch in der Tat, die kreuzweise Immunisierung von *Gallus* und *Columba* dadurch zu einem

positiven Ergebnis zu führen, dass er den Hühnern bedeutende Mengen (bis 34 ccm) Taubenserum einspritzte. Nun schien aber bei weiterem Verfolg dieses Gedankenganges die Möglichkeit zu bestehen, eine „energischere" Behandlung neben der bereits angewandten Verkürzung der zeitlichen Injektionsabstände durch eine stärkere Konzentrierung des Injektionsmaterials, des „Antigens", zu erreichen. Denn das injizierte Serum erleidet durch Einmischung in die gesamte Blutmenge eine erhebliche Verdünnung, so dass eine stärkere Überschwemmung der Blutbahn mit rassefremdem Eiweiß im Sinne einer bedeutend stärkeren Reizung auf die Antikörper bildenden Organe wirken muss.

Dotter als Antigen.

Dazu schien der Eidotter ein sehr geeignetes Material zu sein. Um keine Spuren des chemisch sehr verschiedenen und darum störend wirkenden Eiweißes des Eiklars dazu zu bekommen, kann man den Dotterinhalt mit einer Injektionsspritze aus einem Riss der hochgezogenen Dotterhaut aussaugen. Das mit der gleichen Menge physiologischer Kochsalzlösung versetzte und von den nichtflüssigen Teilen abfiltrierte Material ist zur Behandlung von sechs weiteren Kaninchen verwendet worden. Drei erhielten Dotter aus Negerhuhneiern, drei aus Italienereiern. Die Einspritzungen wurden bedeutend schlechter ertragen als die von Serum. In den Stall zurückgebracht kauerten sich die Tiere in eine Ecke, saßen still ohne jeden sensitiven Affekt, ließen sich willenlos greifen und verweigerten (besonders nach der letzten Einspritzung) jegliche Nahrungsaufnahme. Dies ist recht erklärlich durch den chemischen Unterschied des Eiweißes — es ist nicht nur artfremd, auch blutfremd —, sowie überhaupt die eigenartige Zusammensetzung des Dotters an anderen Stoffen, was momentane osmotische Störungen, vielleicht auch Kapillarverstopfungen bedingen kann. Indessen stand in diesem typischen Krankheitsstadium keines der Tiere um. Erst nach erfolgter Wiedergesundung gingen über Nacht zwei der mit Negerdotter behandelten Tiere ein, während die der Gegenserie die Blutentnahme erlebten.

Die Reaktionen.

Die gewonnenen Antiseren wurden mit Serumverdünnungen geprüft und nicht mit Dotterauflösungen. Hierbei hätte nämlich wegen der ganz anderen Konzentrationen der Vergleich mit der ersten Versuchsphase gefehlt. Die Gefahr einer Reaktionsverwischung infolge der chemischen Differenz war gering einzuschätzen, nachdem Untersuchungen von Uhlenhuth (13) und Kluck-Inada (14) übereinstimmend gezeigt hatten, dass Dotter und Eiklar zwar sehr scharf, dass aber Dotter und zugehöriges Serum höchstens durch

schwache Abstufungen in der Intensität des Niederschlages biologisch zu unterscheiden sind; bei allseitig gleicher Behandlung konnte also von Störung des Vergleiches keine Rede sein. — Die vier erhaltenen Antiseren stimmten darin überein, dass sie im Vergleich zu jenen durch Serum erzeugten bedeutend höheren Titer aufwiesen. Der Niederschlag war stärker und daher auch früher zu sehen. Bei Verdünnungen von 1 : 20000 trat er noch nach nur wenigen Minuten in Erscheinung. Das konzentriertere Antigen hatte also eine heftigere Antikörperbildung bewirkt, aber der eigentliche Zweck war nicht erreicht worden: durch keine Beobachtung war es möglich, eine Rassendifferenz zu agnoszieren. Es war vielmehr durchaus einerlei, ob als Basis Neger- oder Italienerserum diente: der Niederschlag war da und war, obschon er manchmal diffus, manchmal scharf ring- bezw. scheibenförmig erschien, im allgemeinen gleich stark. Eine Kontrollmessung, die, wie bei den allgemeinen Bemerkungen erwähnt, mit dem Mellimeter ausgeführt wurde, bestätigte dies.

Nach solchen Resultaten schien es aussichtslos, noch weiter mit Kaninchen zu arbeiten. Vielmehr wird man definitiv annehmen dürfen, dass die beiden Hühnerrassen — und vermutlich die Rassen aller Haustiere — sich so nahestehen, dass das verwandtschaftlich weit entfernte Kaninchen sie entweder als das gleiche empfindet, oder aber dass die angewandte Methode zu grob ist, eine Spezifität in den Antiseren nachzuweisen.

Kreuzweise Immunisierung.

Daraufhin lag es vorerst nahe, jenes Verfahren anzuwenden, mit dem die Unterscheidung von Affen- und Menschenblut gelingt und das unter dem Namen der kreuzweisen Immunisierung bekannt ist. Denn wenn das dritte mit dem Eiweiß der beiden Verwandten behandelte Tier keinen Unterschied zwischen ihnen wahrnehmen konnte, so drängt die Frage zur Entscheidung, ob ein solcher überhaupt besteht. Durch einen Antikörper ist das offenbar nicht zu entscheiden, weil er ja auf beide Eiweißarten zu „passen“ scheint. Bei kreuzweiser Immunisierung liegt aber das Verhältnis anders. Falls das Tier A vom Tier B nur soweit eiweißverschieden ist, dass dies vom Körper überhaupt noch als fremde Injektion empfunden wird, falls also A nach Behandlung mit B-Blut überhaupt Antikörper bildet, dann sind diese selbstverständlich spezifisch gegenüber B Mit A selbst können sie aber unmöglich auch eine Reaktion (Nebenreaktion) geben. Denn eine Präzipitinbildung gegen das eigene Eiweiß ist undenkbar: sie würden ja bei ihrer Entstehung sofort auf ihre Gegengruppen stoßen, also ungesättigt gar nicht im Blute zirkulieren können. Demnach ist in der Kreuzimmunisierung ein Unterscheidungsmittel von größter Schärfe gegeben. Ja man

könnte annehmen, dass es den feinsten, geringfügigsten, den „letzten“ Unterschied zwischen zwei Eiweißkörpern nachweisen müsse und unter den Niederschlagsmethoden die ultima ratio sei. So wird es auch von allen Autoren aufgefasst; es wird sich am Schluss dieses Berichtes zeigen, wie weit das richtig ist.

Technisches.

Die weitere Versuchsanstellung war demnach die, dass abermals durch Öffnen der Halsgefäße zwei Hühner völlig entblutet und mit dem Serum des Italieners ein Negerhuhn, mit dem des Negers ein Italienerhuhn behandelt wurde. Die Dosen und die Zeitabstände waren die gleichen wie bei den Kaninchen, nur erhielten sie bei der dritten Injektion neben dem Kubikzentimeter in die Vene einen weiteren subkutan, um noch eine Nachwirkung zu erzielen. Das Einführen der Kanüle gelang gut an der Flügelvene bezw. einem ihrer Verzweigungsäste. Erschwerend aber ist das schwarze Hautpigment der Negerhühner, unter dem die Venen recht schlecht zu sehen sind. Man kann sich durch einen das Gefäß bloßlegenden Hautschnitt helfen, oder aber noch einfacher ist es, man lässt die Tiere, nachdem alles vorbereitet ist, bei Festhalten der gefesselten Beine einige Flugbewegungen machen. Dabei schwillt die Vene gerade nicht an, aber sie wird doch gerade soviel deutlicher, als für den Einstich erforderlich ist. Will man Temperaturmessungen vornehmen, dann verbietet sich freilich diese Maßnahme. Assistenz ist bei der Operation nicht gut zu entbehren, weil die ungemein bewegliche Haut, mit der linken Hand gehalten, gespannt werden muss, so dass zum Halten des Tieres trotz der Fesselung noch 1—2 Hände fehlen. Bei ungehemmten Zuckungen kommt es nämlich äußerst leicht vor, dass die Kanülenspitze in der nicht ganz gerade verlaufenden Vene die Wand verletzt, was bei dem lockeren Unterhautbindegewebe einen Austritt von Serum und Blut während der Injektion zur Folge hat, so dass dann die Wirkung nicht die beabsichtigt vollwertige ist. Es ist besser, in solchen Fällen einen neuen Einstich anzulegen. Das Schließen der Wunde gelingt sehr gut mittels Eisenchloridwatte, Nachblutungen sind nie vorgekommen. Bei Entnahme von etwa 3—4 ccm Blut zu den Reaktionen verlangt die große Gerinnungsfähigkeit des Vogelblutes statt einer Punktion einen kleinen Längsschnitt in die Flügelvene, da bei Wiederöffnen verstopfter Wunden hämolytisches Serum erhalten wird, das für die Reaktionen weniger geeignet. Zum Schließen solcher Venen fanden Venenklemmen Verwendung.

Negative Reaktion.

Die Einspritzungen wurden sehr gut ertragen. Am sechsten Tage nach der letzten Behandlung Blutentnahme, Serumprüfung.

Das Resultat war ein völlig übereinstimmendes: alle vier Tiere hatten gegen das betreffende Antigen keine Präzipitine gebildet, die Hauptreaktion war also negativ und eine Nebenreaktion war ebenso nirgends zu finden. Die angesetzten Sera blieben 3 Stunden bei Zimmertemperatur und über Nacht im Thermostat bei 40°, aber eine Präzipitation blieb aus. Im Hinblick auf die schon erwähnten Dauerinjektionen bei Unterscheidung von Huhn und Taube wurde dann noch ein letztes versucht; von jeder Rasse wurde ein Tier in der Weise weiter behandelt, dass es vier weitere Einspritzungen von einem später 2 ccm subkutan erhielten und zwar im Abstand von nur 12 Stunden. 5 Tage später gaben sie dasselbe negative Resultat.

Temperaturbeobachtungen.

Daraus muss geschlossen werden, dass das Serum der anderen Rasse von keinem der Tiere als rassefremd, überhaupt nicht als fremd, körperfremd, empfunden ward. Es reizte daher auch nicht zur Absonderung schützender Gegenkörper, es wurde einfach dem Blute einverleibt, dessen quantitative Zusammensetzung es im Augenblick etwas störte; da das Antigen aber rein und steril war, erfolgte sonst nichts. Dies durfte schon aus dem Verhalten der Tiere nach den Injektionen vermutet werden. Bei den späteren Einspritzungen, besonders der Gewaltkur der 12stündigen Wiederholung, hätte ein fremdes Antigen das Allgemeinbefinden des Tieres temporär schädigen, wenn nicht eine Kreislaufstörung bedingen müssen. Aber es war weder an der Fresslust noch mit dem Thermometer etwas Derartiges zu konstatieren. Die Feststellung der Körperwärme ist erschwert durch eine Steigerung, die kaum vermeidbar aus dem Manipulieren mit dem Tier anlässlich der Operation resultiert. Genaue Messungen ließen sich noch am besten mit dem Negerhuhn ausführen, da dieses am wenigsten natürliche Abneigung gegen Behandlung von seiten des Menschen hat, so dass man seine „Sanftmütigkeit“ geradezu als Rassemerkmal anzuführen pflegt. Man hat vor allem beim Greifen ein Flattern zu vermeiden, da bei der für den kleinen Körper mächtigen Flügelmuskulatur wenige verzweifelte Schläge genügen, ein sofortiges Steigen der Gesamttemperatur um 3—5 Zehntel Grade zu bewirken, zumal Käfigtiere nicht an Bewegung gewöhnt sind. Es war dies mit einem „Meerschweinchen“-Thermometer leicht festzustellen, das (von der Firma Adnet in Paris geliefert) die Temperatur bei guter Einwirkung der Schleimhaut fast momentan anzeigt. Der Versuch einer Bewegung und die Furcht bedingen bei aller Vorsicht noch eine Steigerung. Die untersuchten Hühner, die normaliter 41,3—41,5 zeigen, hatten vor Empfang der Injektion 41,7—41,9. Dann strebte die Temperatur aber wieder rasch dem Norm zu, das sie in etwa 10 Minuten

erreichte. Das gleichmäßige Fallen (alle 3 Minuten gemessen) wurde also durch das Zirkulieren des Antigens im Blute nicht im geringsten gestört. Weder direkt infolge osmotischer Einflüsse, noch indirekt durch Reizung des Fieberzentrums. Diese Messungen, die bei wilden Hühnern ziemlich unmöglich wäre, gelang nur, weil sich die Negerhühner nach vollzogener Operation bei entsprechender Behandlung schnell beruhigen und jede Angst verlieren. Es kommt helfend hinzu, dass sie sich an die Abnahme der Temperatur per cloacam, bei der sie einen sexuellen Reiz zu perzipieren scheinen, rasch gewöhnen und diese, ohne gehalten oder gefesselt zu sein, in freiwillig geduckter Stellung beliebig lange und oft vornehmen lassen.

Kritik des Resultates.

Das völlig negative Resultat der kreuzweisen Immunisierung ist an sich entschieden überraschend. Auf Grund einer Reihe von Überlegungen hätte man eine Differenz erwarten sollen. Abgesehen von den zahlreichen morphologischen Verschiedenheiten zeigt sich auch in dem biologischen Verhalten der Tiere selbst ein fremdes Moment, indem sie, freigelassen, sich nicht sofort vermischen, sondern infolge eines offenbaren Rassebewusstseins eine gewisse Zeit brauchen, bis sie sich soweit aneinander angepasst haben, dass die Hühner dem fremdrassigen Hahn nicht mehr ausweichen. Diese kleine Nuance erscheint insofern von Wichtigkeit, als sich bei fast allen anderen Haustieren ein solches Verhalten nicht findet. Auch gelingt die Kreuzung nicht so leicht wie zwischen den anderen Hühnerrassen, die Kreuzungsprodukte kommen ohne sorgfältigste Pflege selten auf. Das ist auch bei der lokal so entfernten Entstehung und der zweifelsfreien Adaptierung an ganz besondere Bedingungen auf Seite der Negerhühner (Pigmentausbildung etc.) durchaus erklärlich. Um so weniger aber konnte das bisherige Versuchsresultat befriedigen, das zu der Schlussfolgerung beinahe zu zwingen scheint, dass eine Differenz überhaupt nicht bestehe. Man wird also nach einer noch genaueren Prüfungsmöglichkeit zu suchen haben, um so durch das System der Einschränkung, der Einengung, zum Ziele zu kommen.

Die anaphylaktische Differenzierung.

Dabei fällt der Blick vor allem auf die Anaphylaxie. Ein mit irgendeinem Eiweiß behandeltes Tier wird nach einer bestimmten Zeit gegen dieses und nur gegen dieses überempfindlich, d. h. es zeigt bei erneuter Einspritzung gewisse akute Krankheitserscheinungen, gewisse Anfälle, die vollkommen ausbleiben, wenn bei dieser Prüfung ein anderes Eiweiß genommen wurde. Als Reaktion ist diese Erscheinung also ebenso wie die Präzipitation streng spezifisch. Ja, es ist mit ihrer Hilfe manches zu unterscheiden ge-

wesen, was mit dieser nicht gelang. So Meerschweinchen und Kaninchen, Menschenserum gegen anderes Tierserum bei Vorbehandlung mit Mumienextrakt (aus dem Jahre 950 v. Chr.) etc. Auch das Linsenserum eines Meerschweinchens gegen sein übriges Körpereiweiß war zuverlässig zu differenzieren, wenn man ein Tier mit dem Linsenextrakt seines eigenen Auges vorbehandelte, „sensibilisierte", und dann mit dem des anderen Auges später „prüfte". In diesen Fällen ist also die anaphylaktische Reaktion gegenüber den anderen ein Komperativ von spezifisch. Und obschon es in anderen Fällen umgekehrt war, birgt sie gewisse Möglichkeiten, die auch bei der Rassendifferenzierung einen Schritt vorwärts helfen könnten.

Rasseneigene (positive) Reaktion.

Als Versuchstiere eignen sich am besten Meerschweinchen. Eine gewisse Gefahr besteht in deren hoher Sterblichkeitsziffer, da die Versuchsdauer sich über mehrere Wochen erstreckt. Man versuchte dem dadurch zu steuern, dass zunächst eine größere Zahl der Tiere gekauft und unter den neuen Bedingungen gehalten wurden, wobei denn auch die weniger gesunden umstanden und durch andere ersetzt werden konnten. Der Versuch begann mit 12 Tieren. Als erste der beiden Injektionen, als „Sensibilisierung", wurden 2 ccm reines Serum subkutan gespritzt. Fünf erhielten Negerserum, fünf Italienerserum, zwei blieben ungespritzt als Kontrolltiere. Die Injektionsmenge war aus Gründen einer deutlichen Unterscheidung groß gewählt worden; je größer aber die sensibilisierende Menge, desto länger dauert es bis zu Eintritt der Überempfindlichkeit. Man ließ daher 5 Wochen verstreichen, während der trotz aller Sorgfalt doch drei der behandelten Tiere umstanden. Von den anderen wurden zunächst die beiden Kontrolltiere, das eine mit Neger-, das andere mit Italienerserum, mit 1 ccm subkutan gespritzt. Das Serum war rein, klar, sterilisiert, inaktiviert und auf Körpertemperatur erwärmt. Es zeigten sich nicht die geringsten Symptome, nichts, woran man sie von den anderen hätte unterscheiden können. Bei diesen event. auftretende Symptome waren demnach mit denkbar größter Wahrscheinlichkeit der Vorbehandlung zuzuschreiben und mit Überempfindlichkeit zu begründen. Hierauf erhielt ein mit Italienerserum sensibilisiertes Meerschweinchen eine Injektion desselben Eiweißes. Nach 3 Minuten begann es durch zusammengeduckte Haltung und starren Blick einen kranken Eindruck zu machen. Nach der sechsten Minute setzte ein Zittern ein, das intermittierend in kurzen Anfällen zu beobachten war, indem es, am Kopf beginnend, den ganzen Körper durchlief. Sie wurden immer häufiger (in der Minute bis sieben) und heftiger. Die Beobachtung war leicht dadurch zu unterstützen, dass man das Tier auf einen offenen, umgestürzten Pappkarton setzte, der nicht mit den

Ecken, sondern nur mit der Mitte der Kanten auf der Unterlage stand. Dieser nahm die Zitterbewegung auf und gab sie mit solcher Deutlichkeit vergrößert wieder, dass sie auf große Entfernung genau zu verfolgen und zu registrieren war. Gleichzeitig waren Schlingbewegungen und manchmal auch ein Knirschen mit dem Gebiss wahrzunehmen. Ab und zu Defäkation. Nach 15 Minuten wurden die Symptome seltener und hatten nach 25 Minuten ganz aufgehört. Der Anfall war vorbei, das Tier suchte wie gewohnt nach Futter und benahm sich durchaus normal. Zur Bestätigung wurde nun ein zweites ebenfalls mit Italienerserum vorbehandeltes Tier in genau der gleichen Weise gespritzt. Es begann mit der fünften Minute das Symptom des Zitterns zu zeigen. Zwar waren die Anfälle zunächst seltener und undeutlicher, aber dann erreichten sie dieselbe Intensität wie bei dem ersten Tier und verloren sich etwas früher. Das sonstige, allgemeine Verhalten war ebenso ähnlich. Der Anfall war also derselbe.

Nun folgte die Prüfung eines mit Negerserum sensibilisierten Tieres mit Negerserum, wobei also ebenso ein Anfall zu erwarten war. Dieser trat auch in sehr typischer Weise auf. Das Zittern war noch etwas stärker als bei den anderen, Schlingbewegung deutlich, manchmal Kot, in der achten Minute Harn. Eine schwache Blähung der Bauchhöhle war nicht zu verkennen. Die Gegenprobe sollte wiederum ein weiteres Tier erbringen, indem es ebenfalls auf die erste Negerinjektion Negerserum bekam. Mit der fünften Minute setzten auch hier die Schüttelkrämpfe ein, begleitet von krampfhaftem Kauen und hustenartigen Halsgeräuschen. Besserung begann ganz langsam nach der 20. Minute.

Rassenfremde (negative) Reaktion.

Soweit waren also sämtliche Reaktionen positiv ausgefallen, wie es nicht anders geschehen durfte, wenn die Handhabung eine richtige und die Disposition der Tiere eine gute. Die Entscheidung musste nun durch die drei letzten Tiere fallen, die mit dem gegensätzlichen Serum die beobachteten Symptome nicht zeigen durften, wenn die Unterscheidung der Rassen auf diese Weise möglich sein soll. Das erste hatte als Sensibilisierung Negerserum bekommen, wurde also jetzt mit Italienerserum geprüft. Das Erhoffte trat ein: es war weder an dem Tier selbst noch an dem die Bewegung vergrößernden Kartonunterlage irgendein Zittern festzustellen. Es lief vielmehr munter umher und unterschied sich durch nichts von seinen unbehandelten Genossen. Genau so ging es mit dem nächsten, das umgekehrt damals Italiener und jetzt Negerserum erhalten hatte. Nachdem es während einer Stunde nicht die geringste Störung des Befindens gezeigt hatte, wurde es noch zu einem interessanten Gegenversuch benutzt: Es bekam nämlich nunmehr eine Dosis

Italienerserum, was ja als Spezifikum noch nachträglich einen Anfall herbeiführen musste. Er trat auf; wenn auch begreiflicherweise etwas später. Nach 10 Minuten war das Zittern aber auch bei ihm deutlich geworden. Das letzte Meerschweinchen erwies sich infolge eines bedeutenden Abszesses am Halse für den Versuch ungeeignet. Denn es zeigte krankes Betragen und 39,5° Fieber. Da auch nach einer Operation eine Blutveränderung noch wahrscheinlich war, wurde von einer Prüfung abgesehen und diese Versuchsphase damit abgeschlossen.

Körpertemperatur im anaphylaktischen Anfall.

Es war bei allen Anfällen versucht worden, das Verhalten der Körpertemperatur zu verfolgen. Einige Autoren (15) halten einen Temperatursturz für typisch und konnten ihn auch da konstatieren, wo die anderen Symptome schwach und undeutlich waren, so dass darin vielleicht das feinste, letzte Kriterium zu suchen wäre. Aus diesem Grunde musste es natürlich bei Untersuchungen wie der vorliegenden besonders interessieren. Das oben schon erwähnte Spezialthermometer hat sich dabei zwar ziemlich gut bewährt (abgesehen von den hohen Ansprüchen, die es an die Sehschärfe des beobachtenden Auges stellt), aber die Ablesung dauert doch einige Zeit und das Tier vollführt in der Regel temperaturerhöhende Protestbewegungen. Auch ist die Beobachtung der Symptome solange unterbrochen. Es kommt hinzu, dass ein Temperatursturz weit schwerer zu messen ist als eine Steigung. Denn eine tiefe Angabe der Hg-Säule kann ebensogut die Folge ungenügenden Kontaktes mit der Schleimhaut des Rektums sein als ein tatsächlicher Sturz. Zumal das Einführen per anum zu häufiger Defäkation reizt, was die Einwirkung unterbricht. Das Thermometer unter die Haut zu schieben, ist möglich, aber im Erfolg unsicher, da gerade bei Temperatursturz die Hautgefäße sich verengen und bei vermindertem Blutzufluss die Schwankungen kaum genügend rasch und ungeschwächt dort zum Ausdruck kommen. Auch hätte das Schneiden und Einschieben das Benehmen des Tieres beeinflusst und die charakteristischen Symptome verwischt. Ein geeignetes Minimumthermometer, das zwar nicht den Gang der Schwankung, aber wenigstens das erreichte Minimum registriert hätte, war nicht zu bekommen. Die einzige Möglichkeit ununterbrochener, genauer Ablesung scheint in der Anwendung des elektrischen Thermometers zu liegen, dessen Anschaffung sich aber wegen der großen Kosten derartiger Apperaturen von selbst verbot. — Die Messungen ergaben in den beiden Fällen der Prüfung mit rassefremdem Serum, also bei dem Ausbleiben anaphylaktischer Symptome, eine Steigerung von 5—7 Zehntel Graden. In den anderen Fällen (bei positiver Reaktion) konnte einmal eine schwache und einmal eine starke

Depression (um $1^1/_2{}^0$) festgestellt werden. Offenbar ist der Sturz von sehr kurzer Dauer, so dass es ein gewisser Zufall ist, wenn man gerade im richtigen Augenblick eine Ablesung vornimmt. Das Norm vor der Injektion und nach dem Anfall stand bei 38,0. Wahrscheinlich ist der Sturz auch ausgesprochener bei intravenöser und intrakardialer Applikationsweise.

Folgerungen aus dem Ergebnis.

Der Ausfall des Versuches ist im ganzen ein zweifellos positiver. Die anaphylaktische Reaktion hat sich als geeignet erwiesen, sich auf verschiedene Sera in rassespezifischer Weise einzustellen. Sie zeigt durch Auftreten oder Ausbleiben des Anfalles die Identität oder Verschiedenheit der verwandten Seren, wie es scheint, mit guter Zuverlässigkeit an. Wenn die Symptome bei aller Deutlichkeit in ihrer Intensität nicht so extrem waren, wenn z. B. keine krampfartigen Zuckungen in der Rückenlage u. dgl. auftrat, so kann das den Wert des Resultates nicht stören; es erklärt sich wahrscheinlich aus der (absichtlich) großen Menge des zur Sensibilisierung verwandten Serums, die vielleicht eine noch etwas größere Dauer zur Erlangung völliger Überempfindlichkeit verlangte und sodann aus der subkutan ausgeführten Prüfung, bei der das Serum nur allmählich in die Blutbahn gelangt, also unmöglich so akutkonvulsivische Erscheinungen zeitigen kann. Diese Applikationsart war aber gewählt worden, um den Verlauf des Anfalles sowie der Temperaturverhältnisse verfolgen zu können, was sonst kaum möglich (16).

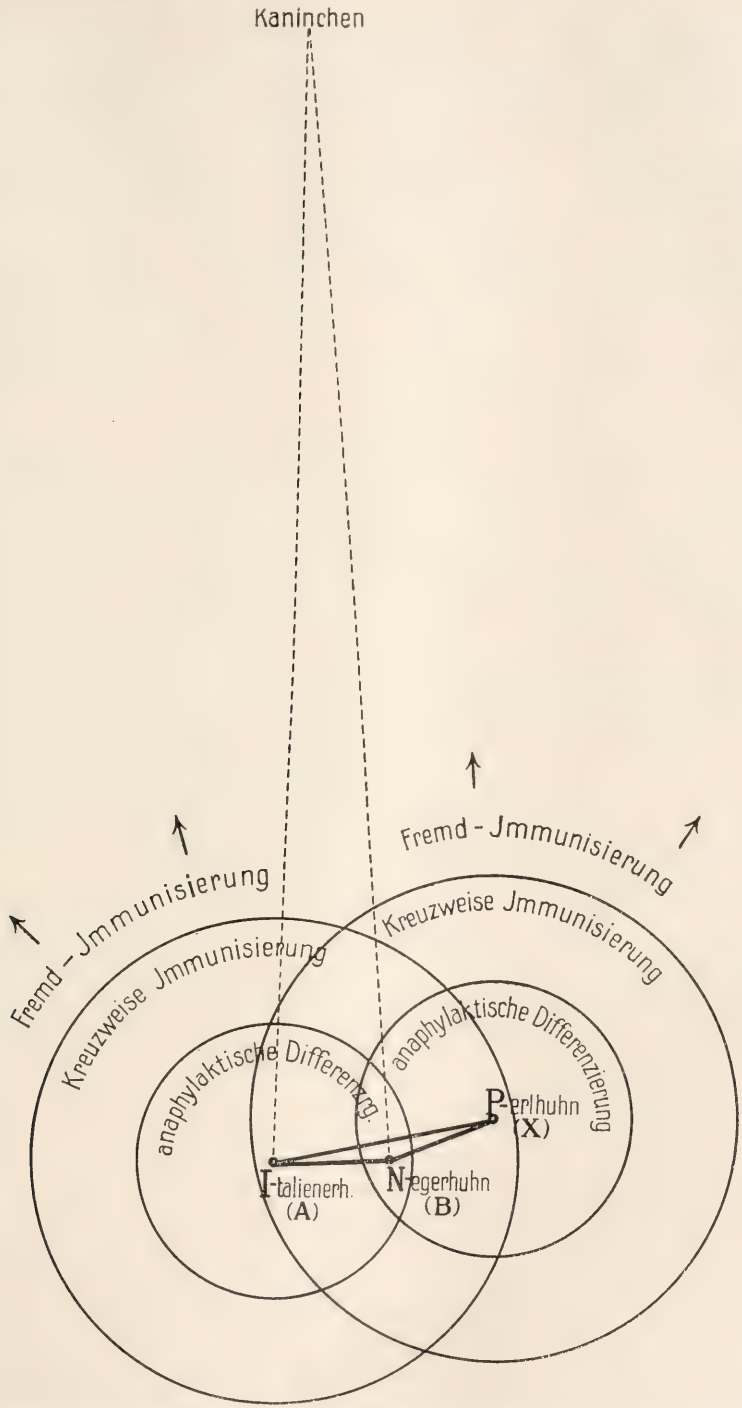
Das tieferliegende Ergebnis besteht aber in der Erkenntnis, dass tatsächlich in dem Körpereiweiß der beiden Rassen spezifischcharakteristische Unterschiede bestehen müssen. Denn sonst wäre ein Übereinstimmen der Reaktionen nicht denkbar. Nun muss man sich erinnern, dass nach den Resultaten der kreuzweisen Immunisierung das Eiweiß beider identisch zu sein schien, ja, man sollte meinen, es müsse vollkommen gleich sein, denn nach der derzeitigen Auffassung kann nichtidentisches Material zum Ersatz verbrauchter Gewebteile keine Verwendung finden. Folglich sollte man meinen, entweder zwei Eiweißkörper sind identisch und dann gehen sie spurlos im Stoffwechsel auf oder sie sind fremdartig und dann müssen sie den Reiz auslösen, der zur Bildung der Präzipitine führt — tertium non datur!

Und nun zeigt die anaphylaktische Reaktion, dass doch noch Abstufungen bestehen, obschon die Hühner ihr Serum quasi vertauschen könnten. Das bestätigt recht gut die Erfahrungen, dass mit der Methode der partiellen Absättigung sowie mit der Komplementbindungsmethode auch Unterschiede nachweisbar wurden (besonders in der Pathologie), die durch einfache Niederschlagsreak-

tionen verdeckt geblieben waren. Eben die Komplementbindung könnte als noch subtileres Mittel event. weiterhin in den Versuchsgang der Rassendifferenzierung eingestellt werden. Doch wurde davon Abstand genommen im Hinblick auf ihre erheblich komplizierte Ausführung. Die Schwierigkeit der Technik an sich wäre hierzu noch kein ausreichender Grund, aber die damit verbundene Vermehrung der Fehlerquellen stellt die Zuverlässigkeit des Resultates so in Zweifel, dass es nur dann als unbedingt richtig gelten kann, wenn es durch eine einfachere Methode irgendwie bestätigt worden ist. Demnach muss es von höherem Wert erscheinen, zunächst genauer zu untersuchen, ob alle Möglichkeiten erschöpft sind, durch die klare und bei exaktem Arbeiten vollkommen zuverlässige Präzipitinmethode weitere Aufschlüsse zu erlangen. Ein Fingerzeig in dieser Richtung schien aus folgender Überlegung zu resultieren:

Deduktive Ableitung der gekreuzten Fremdimmunisierung.

Wenn zwei zu untersuchende Tiere A und B so nahe verwandt sind, dass sie sich selbst nicht als fremd erkennen, d. h. dass sie sich bei kreuzweiser Immunisierung negativ verhalten, dann ist es, auch ohne Kenntnis der genauen Molekularstruktur des Eiweißes und der Gegenkörper, recht verständlich, dass das so entfernt stehende Kaninchen ebenfalls von A genau so gereizt wird wie von B. Oder wenn dies falsch sein sollte, wenn das Gegentier, das Kaninchen, zweierlei Stoffe gebildet hätte, dann ist begreiflicherweise von der Hauptreaktion die so naheliegende Nebenreaktion nicht zu trennen. Was ist an diesem Sachverhalt zu ändern — der Abstand von A zu B jedenfalls nicht. Wohl aber der enorm weite Abstand des Gegentieres. Als Dreieck gedacht wäre AB die sehr kleine Seite, von der in ganz spitzem Winkel die langen Seiten zur Spitze führen, wo das Kaninchen steht (vgl. die umstehende Figur). Nun kann man sich des weiteren die näheren und ferneren Verwandten eines Tieres graphisch-schematisch so um es gruppiert denken, dass von konzentrischen Kreisen der innerste (gemäß der schon auf Seite 3 skizzierten Abstufungen) solche Tiere umfasste, die auf kreuzweise Immunisierung nicht mehr reagieren und höchstens mittels Anaphylaxie zu differenzieren sind, innerhalb des zweiten befänden sich alle die, welche auf Kreuzimmunisierung mit dem Zentraltier mit Bildung von Präzipitinen antworten und weiter außen folgte dann die große Gruppe von Tieren, deren Eiweiß gegen das des Zentralindividuums durch spezifische Antiseren irgendeines Gegentieres (also durch Fremdimmunisierung) unterschieden werden kann. Konstruiert man dann statt dem gleichschenkligen Dreieck mit dem Kaninchen an der Spitze ein anderes, dessen Seite BX gleich der Seite AB und bei dem die Seite AX doppelt so lang, dann hält



Schema der Eiweißverwandtschaft zwischen Italiener-, Neger- und Perlhuhn.

man an ihrer Spitze die Stellung eines Tieres, das mit B viel näher verwandt ist als mit A. Und nun braucht man nur den durchaus möglichen Fall zu supponieren, der innerste Verwandtschaftskreis des hypothetischen Tieres X gehe zwischen B und A hindurch, dann wäre offenbar eine Kreuzimmunisierung zwischen X und B ohne Erfolg, genau wie zwischen A und B. A hingegen liegt außerhalb dieses Kreises, muss also reagieren. Ergo: Spritzt man X-Antigen in A, dann bildet A Antikörper, spritzt man es in B, dann bildet B keine. Und ebenso bildet X Präzipitine, wenn es Antigen von A erhält, aber keine, wenn solche von B. Damit wäre die Unterscheidung von A und B, die früher unmöglich schien, möglich. Und zwar mit einer ebenso einfachen wie klaren Methode.

Perlhuhnserum als Antigen.

Bei Umsetzung dieser theoretischen Erwägungen in die Praxis handelte es sich demnach zunächst um Auffindung des richtigen Gegentieres, das an Stelle des hypothetischen X treten sollte. Das war mangels sicherer Anhaltspunkte nicht leicht. Herr Professor Duerst, der den vorgetragenen Gedankengang als richtig anerkannte, riet zu einem Versuch mit dem Perlhuhn, *Numida meleagris*, wozu ihn neben anderem wohl besonders die mit dem Negerhuhn gemeinsame afrikanische Heimat bestimmte. Demnach wurde ein Perlhuhn zu Serumgewinnung entblutet und damit ein Italiener und ein Neger injiziert. Bei der zweiten und dritten Injektion ersetzte Dotter das Serum, um gemäß den Erfahrungen bei den Kaninchen ein höherwertiges Antiserum zu erzielen. Zur Verstärkung und Nachwirkung wurde bei der dritten Einspritzung außer der intravenösen Gabe noch 2 ccm subkutan gegeben.

Die Prüfung des Italieners ergab, wie zu erwarten war, ein gutes Antiserum, das mit Perlhuhnserum als Basis einen Niederschlag von großer Deutlichkeit bei 1 : 100, einen schwächeren bei 1 : 1000 lieferte. Eine Nebenreaktion mit Negerserum war in weniger deutlicher Weise, also offenbar schwächer zu beobachten. Leider ist durch ein Versehen versäumt worden, diese für die schwebende Versuchsfrage zwar minder wichtige, sonst aber hochinteressante Nebenreaktion durch verschiedene Verdünnungen etc. noch genauer zu studieren. — Das Antiserum des Negerhuhnes dagegen zeigte das auffallende Resultat, dass es gar keine Antikörper enthielt. Es gab mit Perlhuhnserum als Basis nach 7 Stunden im Brutschrank nicht einmal eine Trübung. Und genau so wenig natürlich eine Nebenreaktion gegen das Eiweiß des Italieners. Das Ergebnis ist also eine bemerkenswerte Nähe in der Verwandtschaft des Neger- und des Perlhuhnes. Sie lassen sich nicht durch kreuzweise Immunisierung trennen, können demnach nicht viel weiter entfernt sein als Neger und Italiener selbst. Wenn das richtig ist, dann

scheint das Perlhuhn in hervorragender Weise geeignet, die Stelle des hypothetischen Tieres „X“ in dem zugrunde liegenden Schema einzunehmen. Und zwar so, dass die kurze Dreieckseite bei N liegt. Alle noch nicht ganz beseitigten Zweifel zu heben, ist nun Sache des Gegenversuches. Das ist ja der Vorteil, man könnte sagen das Wesen der gekreuzten Fremdimmunisierung, dass man nicht nur bei dem ersten Versuchspaar statt einem stärkeren oder schwächeren „positiv“, also einer stets zweifelhaften Unterscheidungsweise, mit einem „positiv“ oder „negativ“, also mit zwei absoluten, klaren Begriffen in zweifelsfreier Weise zu arbeiten hat — nein, vor allem steht diesem Resultat stets und immer das des Gegenversuchspaares gegenüber, das, wenn die Sache richtig ist, ebenso sicher „absolut positiv“ oder „absolut negativ“ ergibt. Dabei wird, wenn das Verhältnis von der Entfernung wie hier ist, voraussichtlich die positive Hauptreaktion immer von einer typischen Nebenreaktion begleitet sein, die wie eine Rechenprobe die nahe Stellung der beiden Untersuchten nochmals bestätigt. Offenbar sind diese vier mit jeder gekreuzten Fremdimmunisierung verbundenen Reaktionen bezw. ihre Resultate so orientiert, dass jede eine bestätigende Kontrolle der anderen ist und so Irrtümer ausgeschlossen sind, die aus individuellem Versagen der Tiere resultieren könnten. Ein Arbeiten mit mehreren Vertretern der vier Tiere dürfte demnach erst im Falle eines widersprechenden Resultates nötig sein. Man sieht, auch hierin liegt ein Vorteil der Methode.

Perlhuhn als Gegentier.

Beim Gegenversuch also wurde, um jeden Fehler auszuschließen, nur mit reinem Serum gearbeitet. Ein Perlhuhn erhielt Neger-, eines Italienerserum. Die Haltung und Behandlung der Perlhühner hat einige in ihrer Wildheit liegende Schwierigkeit. Sie nahmen die ersten 3 Tage überhaupt keine Nahrung auf und gewöhnen sich gar nicht an die Gefangenschaft. Erst nach künstlicher Zwangsernährung von Weizen fingen sie langsam an zu fressen, wenn niemand in der Nähe war. Das ist insofern störend, als die erste Injektion während der Hungerperiode keine Wirkung gehabt haben konnte, oder wenigstens keine vollwertige. Sie erhielten daher vier Injektionen und zur letzten noch eine subkutane Beigabe. Das zuerst entnommene Negerantiserum gab weder mit einer Neger- noch mit einer Italienerbasis den geringsten Niederschlag. Es bestätigte also vollkommen den analogen Befund bei dem Perlhuhnantiserum des Negerhuhnes. Das Italienerantiserum gab zunächst auch keinen Niederschlag (bei 1 : 100), so dass es schien, als ob gar keine Präzipitine gebildet seien. Es stellte sich aber heraus, dass es nur nicht hochwertig genug war. Denn in der Verdünnung 1 : 10 entstand nach wenigen Minuten ein leichter Niederschlag in der

Italienerbasis; nach einigen weiteren Minuten ward ein ebensolcher im Negereiweiß sichtbar. Eine mehrfache Wiederholung zeigte immer das gleiche: die Präzipitation war zuerst im Italienerserum sichtbar und war auch noch später von der des Negerserums durch größere Intensität ziemlich gut zu unterscheiden. Am deutlichsten dokumentierte sich der Unterschied bei 1 : 100, hier trat ganz allmählich eine leichte Trübung auf, etwa eine Stunde nach Ansetzen der Reaktion, sie wurde schließlich deutlicher im Verlaufe der nächsten beiden Stunden. Im Negerserum 1 : 100 aber erfolgte gar nichts. Und noch am anderen Morgen war im Italienerserum ein sich setzender Niederschlag zu sehen, während sich die Negerbasis durch nichts von dem daneben hängenden Röhrchen mit reiner physiologischer Kochsalzlösung unterschied. Bei stärkerem Titer des Antiserums wäre diese Grenze der Verdünnung nur entsprechend höher gelegen, etwa bei 1 : 1000 oder gar bei 1 : 10000, aber im Prinzip müsste es das gleiche sein. Demnach kann aller Zweifel als gehoben gelten: das Perlhuhn bildet keine Antikörper gegen das Negerhuhn. Wohl aber gegen den Italiener. Diese Reaktionen schließen nicht nur die Lösung der Fragestellung in sich, die der ganzen Versuchsserie zugrunde gelegen hat. Sie sind auch weiterhin von Bedeutung, weil sie den drei fraglichen Tieren eine ganz bestimmte gegenseitige Stellung zuweist. Die relativ große Entfernung zwischen Italienerhuhn und Perlhuhn, wie sie aus der Zeichnung leicht ersichtlich ist, legt die Frage nahe, ob denn diese beiden durch Fremdimmunisierung in dem entfernten Kaninchen zu unterscheiden seien. Uhlenhuth fand anlässlich seiner Eiuntersuchungen, dass die Eisubstanz der Perlhühner sich von den anderen Huhnarten nur „bis zu einem gewissen Grade“ differenzieren lasse. Es sollte daher diese Frage noch festgestellt werden. Um mit höchster Konzentration zu reizen, wurden zwei Kaninchen mit dem reinen, unverdünnten Dotter der beiden Tiere gespritzt. Aber nach der zweiten Einspritzung stand das eine der noch etwas jungen Kaninchen um und das andere kränkelte hoffnungslos. Die Sektion ergab Herzschlag bei völliger Gesundheit der anderen Organe. Der zu konzentrierte Dotter scheint demnach die Ursache gewesen zu sein. Das zweite Tier wurde vor Eintritt der Agonie getötet und noch absolute Abwesenheit von Präzipitinen im Blute konstatiert. Sodann Milz und Knochenmark auspräpariert und ein Extrakt hergestellt in der Hoffnung, so vielleicht die eben gebildeten Präzipitine zur Reaktion zu bringen. Es gelang aber leider mit den vorhandenen Hilfsmitteln nicht, den Extrakt so zu klären, dass gar keine Nebentrübungen mehr entstanden wären. Von einer Wiederaufnahme dieser Untersuchungen wurde abgesehen, da eingehende Versuche im hiesigen Institut von anderer Seite in Vorbereitung sind, von denen eine erschöpfende Antwort zu erwarten steht.

Zusammenstellung der Reaktionen.

Antigen	Gegentier	Zahl der Inj.	Zahl der ccm	Methode	Hauptreaktion	Nebenreaktion	Bemerkungen
Italienerserum	Kaninchen	3	3	Fremdimmun.	negativ	—	Traumat. Affektion
Italienerserum	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	mit Negerser. gleichstark	
Italienerserum	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	mit Negerser. gleichstark	
Negerserum	Kan.	1	1	Fremdimmun.	Steht um nach der ersten Injektion		
Negerserum	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	mit It.-Ser. gleichstark	
Negerserum	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	mit It.-Ser. gleichstark	
Negerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	Steht um nach der dritten Injektion		
Negerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	Steht um nach der dritten Injektion		
Negerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	mit It.-Ser. gleichstark	
Italienerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	ebenso	
Italienerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	ebenso	
Italienerdotter	Kan.	3	3	Fremdimmun.	positiv	ebenso	
Negerserum	Italienerhuhn	3	3	Kreuzimmun.	negativ	keine	
Negerserum	Italienerhuhn	3	3	Kreuzimmun.	negativ	keine	
Italienerserum	Negerhuhn	3	3	Kreuzimmun.	negativ	keine	
Italienerserum	Negerhuhn	3	3	Kreuzimmun.	negativ	keine	
Perlhuhndotter	Italienerhuhn	4	5	Gekr. Fremdimmun.	positiv	mit Negerser. schwach	
Perlhuhndotter	Negerhuhn	4	5	Gekr. Fremdimmun.	negativ	keine	
Italienerserum	Perlhuhn	4	4	Gekr. Fremdimmun.	positiv	mit Negerser. schwach	Titer des Antiserums gering.
Negerserum	Perlhuhn	4	4	Gekr. Fremdimmun.	negativ	keine	
Perlhuhndotter	Kaninchen	2	2	Fremdimmun.	Steht um nach der zweiten Injektion		
Italienerdotter	Kaninchen	2	2	Fremdimmun.	Steht um nach der zweiten Injektion		

Anaphylaxie.

Nr.	Versuchstier	sensibilisiert mit	geprüpft mit	Reaktion	Bemerkungen
1	Meerschweinchen	nichts	Italienerser.	keine	Kontrollinjektion
2	do.	nichts	Negerser.	keine	Kontrollinjektion
3	do.	Italienerser.	Italienerser.	positiv	
4	do.	Italienerser.	Italienerser.	positiv	
5	do.	Negerser.	Negerser.	positiv	
6	do.	Negerser	Negerser.	positiv	
7	do.	Negerser.	Italienerser.	negativ	
8	do.	Italienerser.	Negerser.	negativ	
dass.		Italienerser.	Italienerser.	positiv	Anf. etwas schwächer
9	do.	Italienerser.	—	—	als krank nicht gepr.

Die Perspektive.

An sich ist die neue, hier verwandte Methode nichts Neues, statt des entfernten Gegentieres ist nur ein absichtlich nahes gewählt. In ihrer zielbewussten Anwendung ist sie aber ein Novum. Da sie in der beschriebenen Ausführung eine Kombination zu sein scheint zwischen einer Fremdimmunisierung und einer Kreuzimmunisierung, könnte man sie (ihr Wesen ganz gut treffend) „gekreuzte Fremdimmunisierung“ nennen. Ihre Verwendbarkeit hört erst bei den Tieren auf, denen die Fähigkeit der Präzipitinbildung abgeht, so dass ihr innerhalb der Haustiere genug Gelegenheit geboten scheint. Insbesondere wird die Methode zur Fixierung der gegenseitigen, verwandtschaftlichen Stellung der Haustierrassen gewisse aufklärende Dienste leisten. Man denke an die Beziehungen z. B. gerade der Hühner zu den Wildhühnern, zu der Gattung *Columba*, die ja gerade noch kreuzweise zu immunisieren ist u. s. f. Sollte es sich dabei herausstellen, dass die oben skizzierte Skala durchgehend einem bestimmten Verwandtschaftsgrad entspricht, so könnte man für diesen eine Zahlennomenklatur einrichten und es würde vielleicht gelingen, mit diesem das Verhalten der Tiere und manche biologische Beobachtung in Einklang zu bringen. Man könnte da an die geschlechtlichen Verhältnisse denken, die vom Fehlen jeglichen Rassebewusstseins bei sofortiger, freiwilliger Paarung an, manche Abstufungen zeigt, wie freiwillige Paarung nach gewisser Zeit (Neger und Italiener!) oder durch gemeinsame Haltung erzwungene Annäherung, wobei dann die Möglichkeit der Befruchtung weitere Anhaltspunkte bietet. Auch können Kreuzungsmöglichkeiten bei künstlicher Begattung so aufgedeckt werden. Schließlich tritt die Eiweißverwandtschaft auch in direkte Beziehung zur Frage der Transplantationen und Erfahrungen auf beiden Gebieten müssen zweifellos zu gegenseitiger Ergänzung und Bestätigung führen. Doch ist bei all dem zu betonen, dass es verfrüht wäre, hierüber allzu-

viel Vermutungen auszusprechen. Es gilt zunächst, vertiefend weiter zu arbeiten, um eine viel breitere Basis zu schaffen, auf der dann logisch und einwandfrei weitergebaut werden kann.

Kritische Bewertung der Eiweifsdifferenzierung.

Wohl ist aber noch ein orientierendes Wort zu sagen in der wichtigen, sehr wichtigen Frage der allgemeinen Bedeutung von Eiweißdifferenzierungen in Sachen der Verwandtschaftserforschung. Von den ersten bahnbrechenden Arbeiten an haben alle Autoren die Tatsache als bestehend angenommen, dass in dem Eiweißmolekül und seiner neuentdeckten Modulationsfähigkeit der Schlüssel für die Geheimnisse der Abstammung und Verwandtschaft gefunden sei. Besonders die Feststellung der (bis zur Geschmacklosigkeit popularisierten) Eiweißverwandtschaft zwischen Unterordnungen der Ordnung *Primates*, einer Erscheinung, die übrigens lange nicht so einfach gedeutet werden kann, wie dies gemeinhin geschieht. Und weiterhin waren es gerade die Untersuchungen an den Haustieren, welche die Annahme fast zum Dogma erstarren ließ, dass die Eiweißverhältnisse ein Kriterium oder gar das Kriterium für den Verwandtschaftsgrad darstelle. Der vorliegende Bericht hat zwar ebenfalls die Tendenz zur Basis, wie eingangs ausgeführt wurde, den lange gesuchten Maßstab hier zu finden. Aber man darf diese Tatsache nicht als gegeben annehmen, und von ihr deduzierend die Abstammung wie mit einem Schlüssel „bestimmen“ wollen. Nein, umgekehrt müssen die vorläufigen Arbeiten prüfen, wie die Eiweißverwandtschaft sich zu unseren sonstigen Begriffen und Vorstellungen stellen wird und ob sie so erkenntnisbringend wirkt, dass sie den geeigneten Maßstab darstellt. Für diese Annahme spricht schon jetzt der Umstand, dass kleine geringfügige Änderungen, auch wenn sie äußerlich auffallend sein mögen, im Bau des Eiweißes noch keine Änderung bedingen können, dass also ihr störender Einfluss von vornherein ausgeschaltet ist. Das Molekül können wir uns nur von lange dauernden, tief in die Lebensbedingungen des Organismus eingreifenden Faktoren beeinflusst vorstellen. Es ist quasi entgegen dem rasch variierenden Aufbau des Soma ein ruhig, langsam, stetig sich änderndes, kleines Siegelbild dieses . . . Gegen jene Annahme spricht ein gerade in diesem Einfluss der artbildenden, äußeren Faktoren, der äußeren „Bewirkung“, liegendes Moment. Denn unter einer nahen Verwandtschaft muss doch ein nicht zu weit zurückliegendes Auseinanderspalten von gemeinsamer Stammform verstanden werden. Verwandtschaft ist stets und immer ein genealogisch-chronologischer, aber niemals ein morphologischer Begriff. Beides kann zusammenfallen, in anatomischer und in eiweißstruktureller Beziehung. Wenn aber nach der Abspaltung ein Ast unter recht verschiedene Bedingungen kommt, der andere in nicht

so extreme, so werden wir nach dem Verhalten im Reagenzglase immer als entfernten Verwandten bezeichnen den einen, den anderen als näheren. Und doch gewiss ganz mit Unrecht. Ebenso können Tiere recht fremder Abstammung unter Bewirkung durch ähnliche Verhältnisse ähnlich werden, was sich mehr oder weniger auch im Eiweißmolekül spiegeln muss. Das wäre also kurz gesagt eine der anatomischen korrespondierende eiweißstrukturelle Konvergenz. Nicht unmöglich, dass sich die auffallend nahen Beziehungen zwischen Negerhuhn und Perlhuhn zum Teil so erklären werden. (Afrikanische gemeinsame Heimat!) Nun sind das aber gerade die Dinge, die man ausschalten wollte. Das sind gerade die störenden Momente, wegen denen man ein Tier nicht nach seinen anatomischen Merkmalen ohne weiteres verwandtschaftlich einreihen kann. Das ist gerade der Grund, weshalb begierig zu dem neuen Mittel der Eiweißdifferenzierung gegriffen wurde . . . Man sieht, wie dunkel das alles noch ist. Jedenfalls wird es sich empfehlen, solange man noch nicht bedeutend mehr weiß, nur vorsichtig von „Eiweiß"-verwandtschaft zu sprechen, nicht schlechtweg von Verwandtschaft. Auch graphische Darstellungen wie die obige müssen einstweilen unter diese Kautele fallen.

Terminologisches.

Die Möglichkeiten der Eiweißdifferenzierung sind vom zootechnischen Standpunkt aus noch so selten besprochen worden, dass für manches noch kurze, treffende Bezeichnungen fehlen. In den dringendsten Fällen sind in vorliegendem Bericht einige Neubildungen (vorschlagsweise) gebraucht worden. Der Begriff des Wortes Immunisierung u. a. ist dadurch noch etwas umfassender und äußerlicher geworden, aber das war ja schon durch die lange gebräuchliche „kreuzweise Immunisierung" angebahnt. Unter „Gegentier" ist immer das mit dem Antigen behandelte Individuum verstanden. Und die „spezifische" Reaktion ist aus verschiedenen Gründen präziser in eine (immer nur eine) Hauptreaktion und eine oder mehrere Nebenreaktionen zerlegt worden.

Blutsverwandtschaft.

Umgekehrt muss noch über die Austilgung eines Wertkomplexes gesprochen werden. Das Blut spielte seit ältesten Zeiten bei allen Vererbungs- und Abstammungsfragen eine ebenso große wie unberechtigte Rolle. Die diesbezügliche Überschätzung hörte langsam auf, als die ersten physiologischen Kenntnisse und Erkenntnisse zeigten, dass das Blut nur ein Gewebe darstellt, das zum Zwecke der Vermittlung zwischen anderen Geweben in flüssigem Zustand sein muss und dessen verschiedenste Aufgaben dem Wesen nach nichts anderes als Transportfunktionen sind, direkt oder in

Beziehung zu diesen. Man sah jetzt die Unrichtigkeit der Göthe'schen Ahnung ein, man verstand, dass Blut zwar ein recht komplizierter, aber keineswegs ein „ganz besonderer Saft" sei. Trotzdem erhielten sich die alteingesessenen, ungemein beliebten Begriffe in zwei verschiedenen Formen: Einmal ergriff sie die Tierzucht, in Verlegenheit um einen Fachausdruck für verschiedene Verwandtschaftsgrade, Abstammungsgrade etc. Auch die moderne, auf wissenschaftlicher Basis entstehende Züchtungslehre will ihn nicht entraten, was ja insofern einwandfrei ist, als einzig das Wort geblieben, der Begriff als Fachbegriff sich vollkommen gewandelt hat ... Zum anderen aber haben die Blutausdrücke sich in der Laiensprache ungeschwächt erhalten. Noch heute ist es beliebt, auszurechnen, wie viel „Tropfen Blut" von einem Ahnherrn in den Ader „fließt", Stammesverwandte sind „Blut von unserm Blut" u. s. f. bis zu der fast humoristischen, aber blutig ernst sein sollenden „Blutschande". Solches war an sich recht ungefährlich, solange es von keinem Kenner ernst genommen wurde. Es war ja auch ohne tiefere Verständnisse klar, dass z. B. alle Stammeszugehörigkeit, die sich von einem väterlichen Individuum ableitet, als einzige Verbindungsbrücke die männliche Zelle hat und kein Blut. Und selbst die Mutter übergibt bei näherem Zusehen dem Nachkommen kein Blut. Der Fetus baut sich sein Blut genau wie alle anderen Gewebe aus von der Mutter gelieferten Bausteinen selbst auf. Hat also keinen Tropfen Blut von ihr. In welchem Zustande das Eiweiß die plazentare Wand passiert (17), ist in dieser Beziehung gleichgültig, denn selbst wenn es seine Arteigenheit mitbrächte, dann wäre das nicht der Weg, auf dem der Nachkomme sein dem mütterlichen identisches Eiweiß erhält. Denn der Fetus hat seine Gewebe, wenn er anfängt Blut zu bilden, bereits mit diesem Eiweiß ausgebildet, er hatte die Tendenz dazu aus der befruchteten Eizelle, erhielt sie also nicht erst aus dem mütterlichen Blute. Mit selbst für Laien verständlicher Evidenz zeigen das ja die meisten Tiere der *Nonmammalia*, die nie den geringsten Kontakt mit mütterlichem Blute erlebten. Wie sollte ein Fisch blutsverwandt sein.

Da geschah es, dass die neue Serologie der Blutsverwandtschaft zu unerwarteter Auferstehung verhalf. Man experimentierte mit Blut und Serum und nannte die dabei gefundene Ähnlichkeit „Blutsverwandtschaft". Dabei ist offenbar die Rolle des Blutes bei der ganzen Sache eine durchaus nebensächliche. Es handelt sich um Unterschiede im Eiweiß, das in allen Geweben des Körpers enthalten: in den riesigen Muskelmassen, im Bindegewebe, in den Nervengeweben und unter anderem auch in recht geringer Menge im Blut. Nun hat man dieses aus Gründen rein technischer Bequemlichkeit am meisten zu den Experimenten verwendet. Das ist aber nicht durchaus nötig. Die Antikörper werden ja nicht einmal

im Blute oder von den Endothelwänden der Gefäße, sondern in ganz anderen Geweben gebildet und die Blutbahn ist lediglich das Behältnis, in das sie sich nach ihrer Bildung ergießen, ansammeln, zirkulieren. Man kann sie daher aus den Bildungsstätten gewinnen, so das Blut ausschaltend, dem dann in dem ganzen Vorgang nur noch die Aufgabe bleibt, das Antigen in Milz und Mark zu transportieren und dort zur Bildung der Gegenkörper anzuregen. Zwei sogen. blutsverwandte Tiere haben gewisse Ähnlichkeiten in ihrem Körpereiweiß — das ist alles. Selbst wenn zum Nachweis dieser das Blut das einzig ermöglichende Hilfsmittel wäre, was ja gar nicht der Fall ist, selbst dann bestände kein Grund, deswegen diese Ähnlichkeitstatsache mit dem Begriffe des Blutes zu verquicken, dessen Rolle nur eine sekundäre, technische, die mit dem Wesen, dem Kern der Sache nicht das Geringste zu tun hat. Man sollte sich demnach entschließen, auf alle Worte dieser Kategorie zu verzichten, um sie dem feuilletonistischen Gebrauch zu überlassen.

Schlussfolgerung.

Zusammenfassend könnte man das Ergebnis der vorliegenden Versuche wie folgt formulieren:

1. Die eiweißdifferente Unterscheidung der beiden Hühnerrassen Negerhuhn und Italienerhuhn ist mittels Fremdimmunisierung bei Verwendung des Kaninchens als Gegentier nicht möglich, auch nicht bei Verwendung sehr konzentrierter Antigene.

2. Die Eiweißverwandtschaft ist vielmehr eine so nahe, dass selbst durch kreuzweise Immunisierung keine Präzipitinbildung zu erzwingen ist.

3. Das Vorhandensein eines, wenn auch geringen, Unterschiedes beweist aber der verschiedene, offenbar streng spezifische und zuverlässige Ausfall der anaphylaktischen Reaktion.

4. Durch Anwendung des Verfahrens der „gekreuzten Fremdimmunisierung“ mit dem nahe verwandten Perlhuhn gelingt es, diesen Unterschied auch durch Niederschläge deutlich zu machen.

5. Die Heranziehung eines nahestehenden Types als Entfernungsmesser zwischen zwei Rassen stellt in dieser zielbewussten Anwendung ein Novum dar und hat den Vorteil, gleichzeitig die eiweißverwandtschaftliche Stellung der Tiere zu fixieren.

6. Von der Eiweißverwandtschaft kann nicht ohne weiteres auf die phylogenetische Verwandtschaft rückgeschlossen werden.

Bei der Ausführung vorstehender Arbeit wurde dem Versuchsansteller in den verschiedensten Fragen, besonders auch bei Beschaffung mancher Versuchstiere, die liebenswürdige Hilfe des Institutsvorstandes, Herrn Professor Dr. Udelr. Duerst, zuteil, deren er hier in ebenso verbindlicher Weise gedenken möchte, wie

der ehrenden Überlassung des technisch schwierigen, inhaltlich so anregenden Themas überhaupt. — Im selben Sinne muss das außerordentliche Entgegenkommen erwähnt werden, mit dem die Herren Dr. Thöni und Dr. Thysen vom hiesigen eidgenössischen Gesundheitsamt manchen guten Rat aus dem reichen Schatz ihrer Erfahrungen zur Verfügung stellten.

Zitierte Arbeiten.

1. Duerst, Mündliche Mitteilung aus noch unveröffentlichtem Material.
2. Berichtet in 11) auf S. 65.
3. Nuttall, On the formation of specific etc. Journ. of hyg. 1901, Vol. 1.
4. Linossier et Lemoine, Sur les substances précipitantes des albumines. Compt. rend. de la soc. de biol. 1902, tome 54.
5. Fr. Taubert, Untersuchungen über die Ursachen der Seiden- und Wollfederbildung etc. 1910. Diss.
6. H. Thal, Studien über die Dunkelfärbung bei Haustieren. Bern 1910, Diss.
7. Bonnhard, Diss. an der vet.-med. Fakultät der Universität Bonn: Le sang du cheval, sa denseté et sa teneur en hemoglobine mésurée avec l'hémomètre de Sahli.
8. Fornet und Müller, Zur Herstellung und Verwendung präzipitierender Sera. — Referat in D. med. Woch. 1910, Bd. 2.
9. Auf Grund mündlicher Mitteilungen.
10. Hamburger, Zur Differenzierung des Blutes biologisch verwandter Tierspezies. D. med. Woch. 1905, Nr. 6.
11. Uhlenhuth und Weidanz, Praktische Anleitung zur Ausführung des biolog. Eiweißfiff.-Verfahrens. Jena 1909, G. Fischer.
12. — Ein Verfahren zur biolog. Untersuchung von Blut verwandter Tiere. D. med. Woch. Jahrg. 31, S. 1673.
13. — Demonstration eines Dotterserums. Münchn. med. Woch. 1903, 4.
14. Kluck und Inada, Ein Beitrag zur Spezifität d. Präzipitine. D. Arch. für klin. Med. Bd. 81, S. 411.
15. Hermann Pfeifer und S. Mita (Wien), Eiweißanaphylaxie. Zeitschr. für Immun.-Forschung Bd. 4, H. 4.
16. S. van Alphen, Anaphylaxie. Bern 1911. Diss.
17. M. Ascoli, Passiert Eiweiß die plazentare Scheidewand? Zeitschr. für physiol. Chemie, Nr. 36, S. 498.

Tierunterricht.

Von Dr. Karl Gruber (München).

Die Anerkennung des Problems der Elberfelder Pferde durch die Vertreter der Naturwissenschaft macht nur langsame Fortschritte. Ein hinderndes Moment ist darin zu suchen, dass sich eine Reihe Gelehrter etwas voreilig von vornherein auf einen ablehnenden Standpunkt gestellt hat. Zweitens aber erschweren sich viele Forscher ihre Stellungnahme zu der Frage dadurch, dass sie zwei Teile des Problems miteinander verquicken. Zunächst handelt es sich nur um die Anerkennung von Tatsachen, die von sehr vielen ernsthaften Untersuchern bei den Pferden festgestellt worden sind, während die aus diesen Tatsachen sich ergebenden

Schlüsse und Konsequenzen erst in zweiter Linie zu folgen haben. Es ist durchaus nicht notwendig, an die ausreichend begründeten Berichte stets mit Misstrauen heranzutreten, weil die Schlüsse vorherrschenden Anschauungen zuwiderlaufen, weil die Konsequenzen so weittragend sein können. Viel mehr als offene, sachliche Kritik schadet dem Fortschritt der so außerordentlich interessanten Frage die passive Resistenz, die dem Problem noch so vielfach entgegengesetzt sind.

Obwohl mein Aufsatz nicht als Beweisführung für die Echtheit der Elberfelder Leistungen gedacht ist, möchte ich doch kurz auf die Punkte eingehen, die das selbständige Denkvermögen der Pferde zur Tatsache machen. Zunächst beruht der Beweis auf dem Ausschluss aller anderen Erklärungsmöglichkeiten, die nacheinander als nicht stichhaltig fallen gelassen werden müssen.

1. Absichtliche Zeichengebung. Diese wird dadurch ausgeschlossen, dass eine große Reihe Forscher in Abwesenheit von Krall und dem Pferdepfleger positive Resultate erzielt haben[1]).

2. Unabsichtliche Zeichengebung. a) Optische Signale: Ausgeschlossen durch die Verwendung von Scheuklappen und bei den Prüfungen des blinden Hengstes Berto. b) Tastsinn: Pferde stehen völlig frei. c) Geruchssinn: Riechvermögen bei Berto fast völlig geschwunden. d) Akustische Signale: sind dann auszuschließen, wenn die Pferde allein im Unterrichtsraum stehen und die Beobachter sich hinter der Stalltüre befinden.

3. Suggestion, Gedankenübertragung. Dagegen sprechen die sehr häufigen unerwarteten Antworten (z. B. Pferd addiert irrtümlich bei Subtraktionsaufgabe) und erfolgreiche „unwissentliche" Versuche. Als wichtig sind hier die von Haenel[2]) mitgeteilten anzuführen.

4. Übertragungen aus dem „Unterbewusstsein" (siehe Anmerkung am Schluss des Aufsatzes). Gegen diese an sich schon mehr als hypothetische Annahme sprechen ebenfalls die „unwissentlichen" Versuche.

5. Reine Gedächtnisleistungen. Diese müssten an sich schon ein mit den geläufigen „alten" Ansichten nicht vereinbares Verständnis für Zahlen und Worte voraussetzen. Neben der ganzen Art und Weise, wie sich die Pferde bei der Arbeit benehmen, spricht aber vor allem die Art des Lernens noch wenig erzogener Pferde im Unterricht dagegen.

Die einzige Erklärung der Leistungen der Pferde ist nach einwandfreiem Ausschluss aller anderen Erklärungsmöglichkeiten in

1) Erklärungen in der „Tierseele", I. Jahrg., H. 1—3, 1913/14 und in den „Mitteilungen der Ges. für Tierpsychologie", I. Jahrg., H. 1—4.

2) Haenel: „Neue Beobachtungen an den Elberf. Pferden". Zeitschr. f. angew. Psychol., Bd. VIII, H. 3/4.

einer selbständigen Geistestätigkeit der Tiere zu erblicken. Dazu kommt aber noch als außerordentlich beweisendes Moment das Verhalten der Tiere bei der Arbeit, das auf den vorurteilsfreien, aufmerksamen Untersucher einen großen Eindruck macht. Gerade die auf äußere oder innere Störungen der Tiere zurückzuführenden großen Unterschiede in den Leistungen an verschiedenen Tagen sprechen gegen die Abhängigkeit der Antworten von Zeichen. Und über den Eigenwillen der Tiere, dem schon Krall in seinem Buche[3]) ein großes Kapitel gewidmet, ließe sich eine lange Abhandlung schreiben. Mit das Interessanteste jedoch ist für den Untersucher die Beobachtung des lernenden Pferdes, wovon ich mich teils bei den durch Krall gegebenen Unterrichtsstunden, teils durch eigene Versuche überzeugen konnte. Ich möchte jetzt an dieser Stelle ausführlicher darüber berichten.

Der jüngste, seit Ende Januar im Besitze Krall's befindliche Schüler ist eine $1^1/_2$ Jahre alte Stute „Jona". Krall wählte diesmal absichtlich ein weibliches Pferd, wie er hoffte, dass bei ihm der bei den Hengsten so ausgesprochene Eigenwille ein geringerer sein werde. Bis zu dem Tage, an dem ich sie zum ersten Male beobachten konnte, war „Jona" noch nicht sehr viel unterrichtet worden. Ihre Kenntnisse beschränkten sich auf Additionen und Subtraktionen innerhalb der Zahlenreihe 1—9.

Einige allgemeine Bemerkungen über die Handhabung des Unterrichts seien vorausgeschickt. Als Verständigungsmittel mit dem Pferde dient die Sprache. Die Erklärung der Aufgaben wird unterstützt durch die Demonstration von Gegenständen, durch das Anschreiben von Strichen und Zahlbildern an die Tafel. Manchmal wird die eine oder andere Zahl dem Pferde auf das Fell geschrieben oder mit der Hand aufgeklopft, Maßnahmen, die dem Pferde das Verständnis für den Zahlenbegriff erleichtern sollen. Krall, der bei der Erklärung der Aufgaben viel spricht, nennt dabei sehr oft Gegenstände und beschreibt ihre Eigenschaften, ohne Rücksicht darauf, ob das Pferd schon weiß, um was es sich handelt (z. B. Kreide — weiß, Tafel — schwarz etc.), ohne jedoch durch ständige Wiederholung die Namen dem Tiere einzutrichtern. Er vermeidet überhaupt nach Möglichkeit alles, was an Dressur erinnert. Die einzigen mechanischen Hilfen erhält das Pferd, wenn es zum erstenmal den linken Fuß beim Treten der Zehner verwenden lernt, wenn es sich zum erstenmal die einfachen Zahlen einprägen soll. Die Verwendung dieser Zahlen in den Aufgaben muss das Tier völlig selbständig vornehmen. Es wird ihm z. B. bei einer Aufgabe $2 + 2$ nicht etwa erst vorgemacht: 2 Kegel und 2 Kegel sind 4 Kegel, sondern es werden 2 Kegel aufgestellt, die es zählen muss, dann

3) K. Krall: Denkende Tiere. Leipzig 1912.

kommen 2 weitere dazu, wobei gleichzeitig an der Tafel zu 2 vorhandenen Strichen 2 neue gezogen werden, zur ursprünglichen 2 ein +-Zeichen und eine neue 2 gesetzt wird. Dann wird das Pferd gefragt: Jetzt haben wir noch 2 Kegel dazu gestellt, das nennen wir 2 und 2, wieviel macht das? Und das Pferd gibt von sich aus die Antwort 4. Hilft es sich anfangs dadurch, dass es die Kegel und Striche zählt, so werden später diese Hilfen weggelassen und die Aufgabe nur genannt oder an die Tafel geschrieben. Es wird nach Möglichkeit alles vermieden, was der Entwickelung der geistigen Selbständigkeit hinderlich sein, was die Gewöhnung an Dressurhilfen fördern könnte. Wird eine Aufgabe nach mehrmaligem Versuche nicht gelöst, so wird ruhig zu etwas anderem übergegangen, um das Pferd durch ständige Wiederholungen nicht zu ermüden, sondern durch Abwechslung anzuregen. Richtige Antworten werden zur Erhaltung der guten Stimmung durch Darreichung von Mohrrübenstückchen belohnt, während andererseits bei fortgesetztem Versagen oder bei Äußerungen von Eigenwillen versucht wird, unter möglichster Vermeidung von Heftigkeit durch beruhigenden Zuspruch den Schüler zu richtigen, willigen Antworten zu bewegen. Zu achten ist ferner auf die große Empfindlichkeit des Pferdes für Störungen, vor allem Geräusche im Unterrichtsraum oder im Hof. Um das Tier von vornherein vor unbeabsichtigter Dressur auf optische Zeichen zu bewahren, lässt man es mit Scheuklappen arbeiten, die das Gesichtsfeld nach der Seite und nach hinten völlig abdecken, während alle Anwesenden hinter dem Pferde stehen. Auch der Lehrer begibt sich nur dann für kurze Zeit nach vorn, wenn er eine Aufgabe an Gegenständen erläutert oder an die Tafel schreibt. Häufig unterlässt es Krall, das Pferd nach einer falschen Antwort durch Zuruf zum Verbessern aufzufordern. Das Tier merkt jedoch anscheinend an dem Schweigen der Anwesenden, an dem Ausbleiben des Lobes, dass die Antwort nicht gestimmt hat. Wie fragend sieht es sich dann manchmal nach seinem Lehrer um oder wiederholt die Antwort von sich aus und zwar in vielen Fällen richtig. Dieses Besinnen, das sich auch in zögerndem Treten aussprechen kann, ist ungemein charakteristisch für das willig lernende Pferd.

Ich lasse jetzt einige Auszüge aus meinen Protokollen folgen. (Bei den Antworten bedeutet R. richtig, F. falsch, V. Versagen.)

I. 9. III. 14. Morgens. Anwesende: Krall, der Pfleger Albert, Chefredakteur Erdmann, Dr. Gruber.

Jona wird vor das Tretbrett geführt, wo sie ruhig frei stehen bleibt. Die Fragen werden alle von Krall gestellt, der Pfleger hält sich stets im Hintergrund und wird nur zur Hilfeleistung gerufen, wenn das Pferd unruhig wird.

K. stellt 4 Kegel auf, schreibt 4 an, macht 4 Striche an die Tafel. Erklärung. Wieviel Kegel sind das?	F. 5, F. 3.
K. Aufpassen! Erklärt nochmals die Aufgabe. Sage klar und deutlich die Zahl!	F. 5, F. 3.
Wenn du 4 trittst, erhälst du eine Mohrrübe!	R. 4 (sehr entschied.).
Zu den 4 Kegeln werden 2 neue gestellt, 4 + 2 angeschrieben. 4 Kegel + 2 Kegel, wieviel gibt das?	R. 6.
Gut, sehr gut! Wiederhole das.	F. 7, R. 6.
Nochmals 4 + 2!	Erst F., dann F. 4.
Wieviel fehlt noch?	R. 2.
K. schreibt 4 + 2 aufs Fell, klopft es auf die Schulter.	R. 6 (unklar).
Nochmals jetzt deutlich 4 + 2!	R. 6 (klar).
Neue Aufgabe: 4 + 3. Neuer Strich an der Tafel.	F. 5, dann R. 2 dazu.
Nochmals!	F. 4 — was fehlt? — R. 3.
Zähle einmal durch ohne bei 4 aufzuhören!	R. 7 (tadellos).
1 Kegel wird dazu gestellt, es soll ihn mit 1 angeben.	Gibt statt dessen 8 (hat 4 + 4 gezählt).
Gut! 4 + 4 ist 8. Zähle nochmals 4 + 4.	F. 9.
Nein, noch einmal!	F. 5 — was fehlt? — R. 3.
Nochmals!	F. 4 — was fehlt? — R. 4.
Nun zähle einmal 8 ohne eine Zahl dazwischen zu markieren!	F. 9, F. 3, wird widerwillig!
Aufpassen!	F. 9 mit energischem Schlusstritt.
Nochmals 8 durchzählen. Aufpassen!	R. 8.

Siehst du, jetzt hast du 8 gezählt ohne zu markieren, so war's schön! Belohnung.

K. erklärt nun das Wesen der Multiplikation an Hand von Kegeln, Strichen, Zahlen. Pferd passt sichtlich auf.

Wieviel ist nun 2 × 4?	F. 7, verbessert von selbst R. 8.
Nochmals die Lösung.	R. 8, hat dabei 4 mark.
Noch einmal ohne markieren!	R. 8.
Jetzt zähle 8 und markiere bei 4!	R. 4, 4.

K. stellt Kegel dazu. Wieviele sind das? R. 9, markiert 6.
Jetzt ohne markieren! F. 8.
Nochmals 8 + 1! F. 10, dann tadellos R. 9.

Kannst du auch 8 und 1 zählen und dabei markieren? R. 9, aber ohne mark.
Nochmals mit markieren! R. 9, „ „ „ dann 8 und 2.

(Die 1 wird sehr ungern getreten; nach Krall typisch für alle seine Pferde!)

Jetzt hast du 1 zuviel gemacht! Unruhig, klopft drauf los.

Neue Aufgabe: 8 — 1? F. 8, von selbst R. 7.
Nochmals! R. 7.
8 — 2? F. 8.
Schön, das ist 8. Nun 2 davon fort! R. 6.
8 — 3? Zuerst F. 8, dann R. 5.
Nun 8 — 4! Zähle zuerst 8! R. 8.
Dann 8 weniger 4? Zuerst F. 8, dann R. 4. Wiederholt von sich aus R. 4.
Krall überlässt das Pferd sich selbst. Es zählt von sich aus 8.
Was musst du jetzt zählen nach der 8? R. 4.
(Man erkennt den Eifer und das Interesse an den Aufgaben!)

Nun sollen niedrige Zahlen versucht werden, die sehr ungern getreten werden. Krall stellt 8 Kegel auf, 8 Striche an der Tafel. Pferd passt auf. (Lebhaftes Spiel mit den Ohren.)

K. Nun stehen hier Kegel und hier Striche. Wieviele sind das? R. 8.
Nun nehme ich 6 Kegel und 6 Striche fort. Wieviele bleiben? F. 8.
Nochmals Erklärung. 8 weniger 6 ist? F. 7, F. 1, R. 2.

K. nimmt die Kegel fort, lässt nur die Striche an der Tafel, die richtig gezählt werden.

Wieviel ist nun 8 weniger 7? F. 8.
Nochmals Ermahnung und Erklärung der Aufgabe. Mehrmals F. 8, dann mit einem Mal energisch R. 1.

Da das Pferd müde, nur noch eine Aufgabe, die nur durch Zuruf gestellt wird. Zähle bis 6! R. 6.

Diese hier wiedergegebene Unterrichtsstunde, die erste seit längerer, durch Krall's Abwesenheit bedingter Pause, zeigt wohl

einigermaßen die Art und Weise des Unterrichts, wenn auch eine Beschreibung des Vorgangs nur einen schwachen Ersatz für das Fehlen des Eindrucks persönlicher Beobachtung bieten kann.

Ähnlich verlief die Unterrichtsstunde am Nachmittag desselben Tages, in der als Fortschritt Zahlen über 10 vorgenommen werden. Da die Zehner mit dem linken Fuß getreten werden müssen, so wird der mechanische Vorgang dieses Fußwechselns nach den Einern, der anfangs ziemlich viel Schwierigkeiten bietet, eingeübt. Der Erfolg der Stunde ist dann der, dass das Pferd ohne Unterstützung mit rechtem und linkem Fuß höhere Zahlen, wie 36, und schließlich, was sonderbarerweise die größeren Schwierigkeiten bietet, 11 richtig tritt. Am folgenden Tag habe ich dann Gelegenheit, zusammen mit meinem Prüfungskollegen Chefredakteur Erdmann, allein, d. h. ohne Krall und den Pfleger, mit dem jungen Pferde zu rechnen. Die meisten der Additions- und Subtraktionsaufgaben, die z. T. über die 10 hinausgehen, werden willig und richtig gelöst. Es ist schwer zu beschreiben, welcher Reiz darin liegt, durch eigenes Fragen und Erklären erfolgreich mit einem solch jungen Tiere zu arbeiten! Wenn wir auch mit den anderen Pferden, Muhamed, Berto, Hänschen, allein gearbeitet haben, so handelte es sich bei diesen Tieren um fertig ausgebildete Individuen, deren Leistungen auf vorhandenem, positivem Können beruhen, während in dem jungen Pferde ein Lebewesen vor uns stand, dessen geistiges Können unter unseren Augen wuchs. Wenn das Pferd Aufgaben löst, die es noch nie gehört hat, so ist auch der Verdacht, es könnte sich um eine auf fabelhaftem Gedächtnis beruhende automatische Reproduktion der Lösungen handeln, vollkommen hinfällig.

Die allerinteressanteste Unterrichtsstunde war die letzte, der ich beigewohnt habe. Ich möchte sie hier ausführlich wiedergeben.

II. 11. III. 14. Nachmittag. Anwesend Krall, Albert, Dr. Gruber (Protokollführer).

Jona sehr willig und aufmerksam.

4 Kegel werden aufgestellt, Zahl nicht genannt. Zähle!	R. 4.
Wiederhole!	R. 4.
4 Kegel + 2 Kegel. Wieviel macht das?	R. 6.
4 Kegel + 3 Kegel. Wieviel macht das?	R. 7.
Wieviel macht 4 + 4 oder 2 × 4?	R. 8.
Wiederhole!	F. 9, dann verbessernd unter Markieren von 4 R. 8.
Zähle 8 und markiere bei 4!	R. 4, 4.
(Die 4 + 4 Kegel bleiben stehen, ebenso die Zahlen.)	
K. ruft: Zähle 5!	R. 5.
5 + 2?	R. 7.

8 — 2 an den Kegeln gezeigt.	F. 5, dreht sich um, Kr. ruft: noch eins! R. 1.
Also 8 — 2?	R. 6.
8 — 3? (an der Tafel nichts angeschrieben, kein Kegel).	F. 4, auf Vorhalt R. 1 dazu.
Nochmals 8 — 3?	R. 5.
8 — 1?	F. 9 (hat addiert).
Kr. erklärt die Aufgabe.	R. 7 (energ. Schlusstritt!).

Bei dem Befehl zur Wiederholung wird es eigensinnig, zuckt mit den Lippen. Kopfschütteln.

Andere Aufgabe. 4 Kegel aufgestellt. Wieviele sind das?	R. 4.
K. ruft: Zähle 6!	F. 4. Noch 2 dazu! R. 2.
9 Kegel aufgestellt. Zähle!	R. 9. Stockt bei 8, erhält aber keine Hilfe.

Es folgt zum erstenmal die Erklärung der Division. K. macht 3mal 3 Striche an die Tafel.

Wieviele Striche sind das?	R. 9.

K. sucht nun dem Pferd an Hand der Striche unter Zuhilfenahme der Finger und dreier Papierstreifen das Wesen der Division klar zu machen. Das Pferd versteht es anfänglich noch nicht und gibt auf die Frage, was 9 : 3 ist, zaghafte Huftritte. K. will ihm darauf helfen, indem er ihm 3 Stücke Mohrrübe gibt und frägt: Wieviel Mohrrüben hast du bekommen? R. 3.

Nun erklärt K. nochmals die Division wie vorher. Stellt dann die Frage 9 : 3?	R. 3.
Bravo, famos! 9 : 3 ist 3, dann 3 × 3 ist —?	R. 9.
Sehr schön! Wieviel ist aber 2 × 3?	R. 6.
Schön! Und 2 und 3 ist —?	R. 5 (mark. etwas).
Richtig. Nun nochmal ohne Markieren!	R. 5.
Schön! Wieviel ist aber 2 × 3?	F. 5.
Jona unsicher, besinnt sich aber.	Klopft erst 3 × 3,
auf Vorhalt dann sicher	R. 6.
Wiederholung: 9 : 3?	F. 9.
K. wartet ruhig. Jona von selbst	R. 3.

Neue Aufgabe: Es werden 4 × 2 Striche an die Tafel geschrieben.

Wieviele Striche sind das?	R. 8.
Wiederholung: Pferd unaufmerksam. Auf Vorhalt	R. 8.

Nun wird wie vorhin 8 : 2 erklärt. Wieviel macht das? F. 8.

Ja, 8 ist die erste Zahl; wir wollen aber dividieren! F. 8.

Wieder Erklärung, das Pferd bleibt aber bei seiner 8.

K. erläutert nochmals an Hand des Beispiels 8 : 1.

Also 8 : 2? Erst F. 6, dann unsicher R. 4.

Nochmals! F. 12 (hat die 4 zur 8 addiert).

Nochmals kurze Erklärung ohne Nennung des Resultates. Was ist 8 : 2? R. 4 (sehr sicher).

Neue Aufgabe: 2mal 3 Striche angeschrieben. Wieviel? R. 6.

6 : 2? F. 6 (zählt erste Zahl).

Kurze Erklärung. Nochmals 6 : 2? R. 3 (sicher).

6 : 3? Erst falsch!

Erklärung. Nochmals die Aufgabe. F. 9 (hat addiert).

Da Pferd anscheinend ermüdet, wählt K. etwas anderes. Er zeigt ihm die 5 Finger der einen Hand. Zähle! R. 5 (etwas unsicher).

Nochmals! Durchzählen ohne Aufhören! F. 6, dann R. 3 u. 2.

Das Pferd ist sich nicht ganz klar über das Verlangte, schüttelt mit dem Kopf, tritt unsicher, dreht sich um.

K. klopft mit einem Stock 6mal auf einen Kasten. Wie oft habe ich geklopft? F. 9, dann R. 6.

K. klopft 5mal. R. 5.

K. klopft 4. Pferd wird aufgeregt, faselt, tritt unsicher 5, 6. Bleibt zerstreut.

K. berührt das Pferd 2- und 3mal. Wieviel war das? R. 5.

7malige Berührung. V.

Anschreiben von 5mal 3 Strichen. R. 15, mark. bei 9 u. 12.

Nochmals! F. 7, K. ruft 7! dann tadellos R. 8.

An Hand dieser Aufgabe soll mit dem Pferd das Treten von Zelnern mit dem linken Fuß geübt werden. Zähle 5 rechts, 1 links! R. etwas unsicher.

Die 5 rechts klopft es von selbst, für die 1 links ist anfangs Anruf nötig. Zählt mit einem Mal ohne Aufforde-

rung von sich aus 15 mit dem rechten Fuß und wiederholt das noch einmal. Endlich klopft es nach einiger Übung gut 15 mit rechtem und linkem Huf.

Ich habe die zwei Unterrichtsstunden so ausführlich wiedergegeben, weil sie die Krall'sche Lehrmethode sehr schön zeigen. Der Leser wird erkennen, dass von einem Eintrichtern von Aufgaben und deren Lösungen nicht die Rede sein kann. Die Wiederholungen der richtig angegebenen Lösungen dienen zur Kontrolle, um nachzuweisen, dass es sich bei der vom Pferd angegebenen Zahl nicht um einen Zufall handelt. Die Resultate der Aufgaben werden vorher nicht genannt, um dem Tiere die eigene Geistesarbeit nicht abzunehmen, sondern um zu erzielen, dass zur Wiedergabe der richtigen Lösung erst das Verständnis für die Aufgabe vorhanden sein muss. Diese Art des Unterrichtes scheint m. E. keine übergroßen Schwierigkeiten zu bieten, Voraussetzung ist vor allem Geduld und einiges Tierverständnis. Wer nicht imstande ist, einigermaßen auf das Wesen des tierischen Schülers einzugehen, wird wenig Erfolg bei seinen Versuchen haben. Unnötige Heftigkeit ist nach Möglichkeit zu vermeiden, da sonst der Trotz des Pferdes geweckt wird. Erstaunlich sind die Fortschritte dieses von Krall ganz zufällig ausgewählten Tieres in den wenigen Unterrichtsstunden, deren Zeuge ich war. Sie bestätigen durchaus die Berichte über die ersten Unterrichtsresultate bei Muhamed, die sich im Krall'schen Buche finden. Wenn v. Máday[1]) auf einige wenige von anderer Seite unternommene erfolglose Lehrversuche hinweist, so besagt das nicht das Mindeste gegen die tatsächlichen Erfolge Krall's. Die von v. Máday angeführten Erzieher scheinen viel zu viel Dressur angewandt und viel zu wenig darauf gesehen zu haben, von vornherein die geistige Selbständigkeit des Tieres heranzubilden. Der Erfolg hängt einzig und allein von der richtig angewendeten Methode ab, wie mir eigene, an meinem Airdaleterrier vorgenommene Unterrichtsversuche auf das deutlichste gezeigt haben (siehe Tierseele H. 4).

Auf die prinzipielle Bedeutung dieser hier mitgeteilten Unterrichtserfolge brauche ich nicht weiter einzugehen. Eines erhellt jedoch daraus mit zwingender Deutlichkeit: dass es Pflicht der Naturwissenschaft ist, mit aller Energie dem Problem nachzugehen und unter Verwendung der Krallschen Methode großzügige, neue Versuche anzustellen. Das ist der einzig mögliche, aber sehr aussichtsreiche Weg, um weiteren Einblick in dieses so ungemein wichtige naturwissenschaftliche Problem zu erhalten.

4) v. Máday: „Die Fähigkeit des Rechnens beim Menschen und beim Tiere." Zeitschr. f. angew. Psychol., Bd. VIII, H. 3/4, 1914 und „Gibt es denkende Tiere?" Verl. W. Engelmann, Leipzig u. Berlin 1914.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien eine Broschüre „Das Rätsel der denkenden Tiere“ von Dr. G. Harter (Verl. Braumüller 1914), deren Verfasser die Leistungen der Elberfelder Pferde und des Mannheimer Hundes auf eine Funktion des Unterbewusstseins zurückführt, indem er eine Parallele zieht zwischen dem Klopfen der Tiere und dem Klopfen des Tisches in spiritistischen Séancen, wobei die Tiere Medium und Tisch in einer Person repräsentieren. Die Tiere lernen nichts anderes als das Klopfen mit dem rechten oder linken Fuß und antworten lediglich auf Grund einer unterbewusst übermittelten Gedankenübertragung von seiten des Fragestellers. Den Anstoß zu diesem Deutungsversuch erhielt der Verf. durch gewisse Analogien in der Art der Antworten der Tiere mit denen des Tisches in den Séancen (Umstellung von Zahlen und Buchstaben etc.), ferner durch das Fehlen spezifisch „tierischer“ Antworten und größerer Intelligenzhandlungen. Ich kann an dieser Stelle natürlich nicht näher auf diesen Erklärungsversuche eingehen. Es wäre ja wohl am einfachsten, zu erklären: Klopfende Tische u. s. w. gibt es nicht, folglich ist der ganze Erklärungsversuch wertlos. Ich würde es jedoch für falsch halten, mir ein derartiges Urteil anzumaßen, da ich über diese metaphysischen und metapsychischen Erscheinungen nur wenig und vor allem nicht durch eigene Erfahrung orientiert bin. Ich erwähne den Harterschen Deutungsversuch deshalb, weil durch die neuesten, peinlichen Prüfungen der denkenden Tiere alle bekannten Zeichen und Beeinflussungen — seien sie bewusst oder unbewusst gegeben — ausgeschlossen werden konnten und weil gerade die Beobachtung des lernenden Tieres gegen die unterbewusste Abhängigkeit desselben von den Gedanken des Lehrers oder der Zuschauer spricht. Harter hat die große Unterlassungsünde begangen, sich vor seiner Publikation weder die Tiere anzusehen noch eigene Tierversuche in dieser Richtung zu machen. So muss er folgerichtig zur Erklärung von erfolgreichen „unwissentlichen“ Versuchen annehmen, dass mindestens einer der Anwesenden ein Hellseher ist, der unterbewusst die verdeckten Karten oder Zahlen erkennt und der dann den Vermittler spielt mit dem klopfenden Tier. Aber es ergeben sich außerdem noch auf Schritt und Tritt neue Schwierigkeiten für die Hartersche Deutung. Warum geben die Tiere nie Antworten, die über das bereits Gelernte hinausgehen, warum antworten sie beim Unterricht nach anfänglichen Fehlern nach nochmaliger Erklärung richtig, warum gibt der Hund Rolf erst dann Antwort, wenn er, wie sehr schön zu beobachten ist, ein Bild oder eine Schrift aufmerksam angesehen hat. Wie vereinigen sich die an jedem Beobachter einwandfrei festzustellenden Äußerungen der Aufmerksamkeit, Zerstreutheit, des Eigenwillens der Tiere mit ihrer

Eigenschaft als passive klopfende Maschinen? Es ließen sich noch unendlich viele Punkte anführen, in denen die Hartersche Hypothese an unüberwindliche Hindernisse stößt, die er nur dann nehmen kann, wenn er eben zu gewagten Voraussetzungen greift. Solange Harter uns keine einwandfreien Tierversuche vorweisen kann, solange er nur Analogieschlüsse und menschliche Experimente zugrunde legt, solange ist seine Hypothese für die Deutung des Problems wertlos. Dass bis jetzt keine bedeutenderen Äußerungen der Tiere über ihr spezifisches Sinnenleben vorliegen, dass größere Intelligenzhandlungen fehlen, das sind Fragen, die erst in zweiter Linie kommen. Zu ihrer Lösung brauchen wir noch weit mehr Erfahrungen im Tierunterricht, als wir bis jetzt besitzen. Daher ist eine auf breitester Grundlage aufgebaute Fortsetzung dieser Unterrichtsversuche mit Tieren eine notwendige wissenschaftliche Forderung von allergrößter Bedeutung.

Werner Rosenthal. Tierische Immunität.

(Die Wissenschaft. Bd. 53.) 8. 329 S. Braunschweig 1914. F. Vieweg u. Sohn.

Die Immunitätslehre hat in den letzten Jahren durch ihre immer mehr zutage tretenden Beziehungen zur Physiologie und Pathologie die ehemals beschränkte Bedeutung eines Spezialfaches verloren und ist ein wesentlicher Bestandteil unseres allgemein biologischen Wissens geworden. Hierdurch erscheint es begründet, dass die Immunitätslehre unter den Monographien der „Wissenschaft“ ihren Platz fand, um dadurch weiteren Kreisen zugänglich gemacht zu werden. Die vorliegende Darstellung wendet sich also nicht nur an den Bakteriologen und Mediziner, sondern auch an Angehörige anderer naturwissenschaftlicher Zweige, wodurch sie ihr besonderes Gepräge: möglichst vollständige Abhandlung des wissenschaftlich in Betracht kommenden Tatsachenmaterials in allgemeinverständlicher Diktion — sowie ihre Berechtigung neben den schon bestehenden, großen Spezialwerken erhalten hat.

Der Stoff ist vom Verf. auf 30 Abschnitte verteilt und soll in folgendem dieser Einteilung entsprechend kurz referiert werden. Kapitel I bespricht die Grundbegriffe der Immunitätslehre. Immunität bedeutet den Zustand der Unempfänglichkeit eines Makroorganismus gegenüber einer Infektion mit Mikroorganismen oder deren Giften. Dieser Zustand kann angeboren sein (natürliche I.) oder erworben werden (aktive und passive I.). Die Immunität setzt sich stets aus zwei Faktoren zusammen: der Empfänglichkeit bezw. Widerstandskraft des Makroorganismus und der Virulenz der Mikroorganismen. Kapitel II: Faktoren der angeborenen Immunität. Diese sind z. T. mechanische (z. B. die Undurchdringlichkeit der Haut für Bakterien), z. T. chemische (die baktericiden Stoffe des Blutes,

besonders die Alexine Buchner's), z. T. zelluläre wie die Phagocyten Metschnikoff's. Die Phagocytose wird befördert durch die Opsonine. Kapitel III: Bakteriengifte. Die Giftwirkung kommt zustande durch Bindung des Giftes an die giftempfindlichen Organe. Kapitel IV: Erworbene Immunität durch Impfung mit Krankheitserregern oder deren Giften. Entdeckung der passiven Immunität und Nachweis spezifischer Antikörper, besonders der Antitoxine (Behring, Roux). Ehrlich's Seitenkettentheorie, Beziehungen zwischen Immunität und physiologischer Chemie. Kapitel V—VIII bespricht die verschiedenen Antikörper: Agglutinine (ihre spezifische Wirkung, den feineren Mechanismus der Agglutination, die Bedeutung der Elektrolyte, die Säureagglutination, die Hämagglutinine), Präzipitine und präzipitinogene Substanzen (Wesen der Präzipitation, forensische und deszendenztheoretische Bedeutung der Präzipitinreaktion, die Frage der Organspezifität), Bakteriolyse und Hämolyse (Zusammenwirken von Ambozeptor und Komplement, Ehrlich's und Bordet's Theorien). Kapitel IX: verschiedenartige Hämolysine und Theorien ihrer Wirkungsart. Kapitel X: das Komplement kein einfacher, sondern ein weiter zerlegbarer Körper. Seine mutmaßliche Fermentnatur. Kapitel XI: die Komplementbindung als diagnostische Reaktion zum Nachweis „Bordet'scher Antikörper", die Wassermann'sche Reaktion. Kapitel XII: Cytotoxine und Isocytotoxine, die neuerdings durch die Forschungen Abderhalden's ein besonderes Interesse gewonnen haben. Kapitel XIII—XVI befasst sich mit den Erscheinungen der Überempfindlichkeit und ihrer Bedeutung für die praktische Pathologie (Proteotoxikosen, Tuberkulose- und Luesdiagnostik). Verfasser entscheidet sich weder zugunsten der physiologisch-chemischen Theorie (parenterale Verdauung) noch der rein physikalischen Theorie. Kapitel XVII: Beförderung der Phagocytose durch Opsonine, Bakteriotropine, Stimulantien. Opsonintherapie Wright's. Verf. hält eine teilweise Identität der phagocytosebefördernden Substanzen mit anderen Immunkörpern für wahrscheinlich. Kapitel XVIII—XXI: Leukocytenstoffe, Virulenz der Bakterien, Aggressintheorie, Variabilität der Bakterien, Wechselwirkungen zwischen Wirt und Parasiten (athreptische Immunität, Giftfestigkeit und Antikörperfestigkeit durch Veränderungen der Parasiten). Kapitel XXII bespricht den klinischen Verlauf einer Infektion und Immunisierung (Inkubation, Akme, Rekonvaleszenz). Kapitel XXIII: Herkunft der Immunkörper, allgemeine und lokale Immunität. Kapitel XXIV und XXV: aktive Immunisierung zu Schutz- und Heilzwecken. Kapitel XXVI: passive Immunisierung durch antiinfektiöse Heilsera. Kapitel XXVII: antitoxische Heilsera. Ausführliche Besprechung der Austitrierung der Sera, Ehrlich's Forschungen über Toxin und Antitoxin, Theorien von Bordet, Arrhenius und Madsen. Kapitel XXVIII und

XXIX: praktische Bedeutung dieser Anschauungen (Einleitung der Immunisierung durch Toxin- und Antitoxingemische) und Erfolge der antitoxischen Sera. Kapitel XXX: Antifermente. Zusammenfassung der wichtigsten Tatsachen und Begriffe durch Schemata. Im letzten Kapitel übt Verf. Kritik an den Methoden der Immunitätsforschung: die Immunitätsforschung arbeitet mit chemisch unbekannten Substanzen oder eigentlich nur mit „Begriffen", zu deren Bildung man gelangt ist, indem „man eine Wirkung zu materialisieren versuchte" (Bail). Ein Fortschritt ist durch möglichsten Anschluss an die exakten, nicht eigentlich biologischen Wissenschaften zu erwarten (Immunochemie, Kolloidchemie, Ausbildung physikalischer Methoden, wie z. B. der Meiostagmin- und Epiphaninreaktion). Zum Schluss weist Verf. auf die nahen Beziehungen zwischen der Immunitätslehre und der physiologischen Chemie hin, warnt aber davor, die von beiden Wissenschaften aufgefundenen, z. T. äußerst ähnlichen Tatsachen miteinander zu identifizieren und tritt dafür ein, dass zunächst jedes Gebiet für sich ausgebaut werden soll.

Das Buch Rosenthal's hat als besondere Vorzüge: Reichhaltigkeit des Tatsachenmaterials, klare Unterscheidung von Tatsache und Theorie, möglichste Berücksichtigung entgegengesetzter Hypothesen. Für den Anfänger erscheint ferner als wertvoll die Absicht des Verf.: „die mannigfachen heuristischen Hypothesen auf allen Teilgebieten der Immunitätsforschung nicht durch einfachere, großzügige Konstruktionen zu ersetzen." Es wird dadurch am besten die Entstehung von Vorurteilen gegenüber neuen, andersgearteten Befunden vermieden. Außerdem ist auch sehr oft der Gang der Forschung dargestellt und nicht nur immer das fertige Resultat, wodurch entschieden das Verständnis für experimentelles Arbeiten angeregt wird. Die Darstellung ist einfach und klar. In der Natur des Stoffes liegt es, dass manche Tatsachen mehrmals — wenn auch von verschiedenen Gesichtspunkten — besprochen werden mussten. Vielleicht könnte die allgemeine Übersicht durch andere Gruppierung gewinnen, auch dürften sich manche Erscheinungen durch eine andere Reihenfolge leichter und verständlicher entwickeln lassen. Doch ist das wohl Geschmackssache und gegenüber den Vorzügen des Buches nicht in Betracht kommend. Ref. ist der Anschauung, dass das Buch Rosenthal's seinem Zweck in vorzüglichem Maße gerecht wird und dass es insbesondere Studierenden der Medizin und Ärzten, die sich noch nicht selbständig mit Immunitätsforschung befasst haben, sowie auch Nichtfachmännern zur Einführung und Orientierung wärmstens empfohlen werden kann.

Toenniessen-Erlangen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Juli 1914. № 7.

Inhalt: **Fuchs**, The Effect of Abundant Food on the Growth of Young *Ciona intestinalis*. — **Mast**, L. J. Henderson on "The Fitness of the Environment". — **Karawaiew**, Eine neue Weberameise, *Polyrhachis armata*. le Guillou. — **Stellwaag**, Sperrtriebe am Käferthorax. — **Haempel und Kolmer**, Ein Beitrag zur Helligkeits- und Farbenanpassung bei Fischen. — **Brunelli**, Ricerche sugli adattamenti alla vita planctonica *(I Gobidi planctonici)*. — Seitz, Innere Sekreiton und Schwangerschaft. — Bekanntmachung.

The Effect of Abundant Food on the Growth of Young Ciona intestinalis.

By H. M. Fuchs.

(Mit 9 Figuren.)

During the spring of 1913 a considerable number of experiments were made to discover the optimum conditions for rearing *Ciona intestinalis*. The work was done at the Zoological Station, Naples, and was a preliminary to the breeding of the animals for certain heredity investigations. In the course of the work an interesting effect of the amount of the food supply on the growth of the young *Ciona* was brought to light, and it is thought that the results are worth recording now.

For each rearing experiment the eggs of one individual were artificially cross-fertilized by the sperm of another. The exact methods employed, ensuring the absence of spermatozoa of any other individual, and the consequent purity of the separate families, will be described in full in a later paper dealing with the relative effects and conditions of self- and cross-fertilization in *Ciona intestinalis*. It is unnecessary to go into the methods and precautions here, since the purity of the different families reared does not affect the point under discussion. The larvae were allowed to settle on the walls of the bowls in which they hatched out of the eggs, and

these bowls were then immersed in an aquarium tank, through which a continual stream of water was flowing. Here they underwent their early growth and development, all exposed to more or less the same conditions of light, temperature and food supply.

In such aquarium tanks at Naples, besides the cultures introduced, young individuals of *Ciona* appear sporadically on the walls. These must come in as larvae through the sea water circulation, and their apperaance is unavoidable unless the incoming water be specially filtered. The latter precaution was, of course, taken when different pure families were being raised, but in the preliminary investigations of which the following are a part it was unnecessary. The growth of some such accidentally introduced individuals is discussed below.

Figs. 1 and 2, forming Series I, are from photographs (3/4 natural size) of typical living individuals, nearly $3^1/_2$ months old, from an aquarium culture. The only important point to notice in them for our present purpose is the relative length of the oral siphon to that of the rest of the body.

In Series II [1]), illustrated by Figs. 3—6, some of the animals growing in the aquarium were removed to water containing a much more abundant food supply, and the growth of these was compared with that of the remainder of the animals, still in the aquarium. Fig. 3 (9/11 nat. size) shows a typical animal from the aquarium. It was taken on Mar. 5, and like all the other photographs, exhibits the living animal in the expanded condition under water. The feature to observe in Fig. 3 is the relative shortness of the oral siphon as compared with the length of the remainder of the body. The ratio between the two was more or less constant in all the aquarium-grown animals.

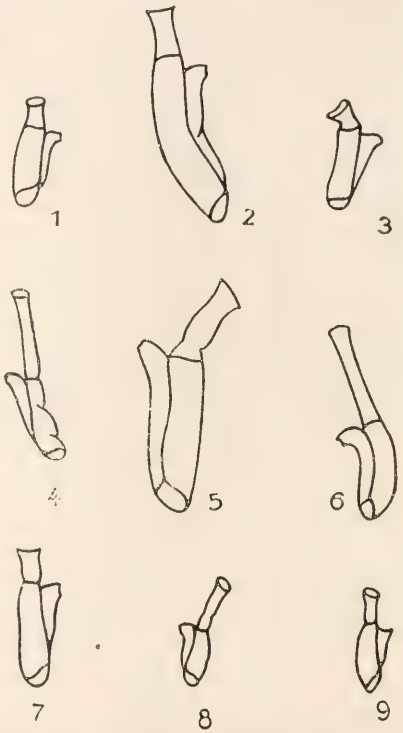
The aquarium contained only a meagre growth of algae on its walls, and the transparent tissues of the young animals showed that, although the gut always contained some food, it was never full. On Mar. 5th., immediately after the photograph had been taken, some of the animals were removed from the aquarium into a jar of about 2 litres capacity, the walls of which were covered by a thick and abundant growth of green algae. The other individuals were left in the aquarium.

On Mar. 18th., that is 13 days after the transfer, the animals in the jar of food culture were found to have completely altered in appearance. The oral siphon had become relatively enormously long. Fig. 4 (3/4 nat. size) is a typical individual from the food jar. The oral siphon approaches in length that of the rest of the body, and is an extreme contrast to the aquarium-

1) All the individuals of Series II were ones which had come through with the circulation water & settled and grown on the walls of the tank.

grown individuals such as those shown in Fig. 3. In the remaining animals left in the aquarium the ratio of siphon to body length was unchanged on Mar. 18th., as indeed it remained in later growth under the same conditions.

Moreover, although there was considerable variation in different individuals, the animals in the food culture showed a much more rapid rate of total growth than those remaining in the aquarium. This is not to be wondered at, since the former could always be seen to have their gut crammed with green algae and other foodstuffs. One individual, for example, taken from the aquarium on Mar. 5th. measured 1,5 cm extended. On that date it was placed in a jar with weed growths, and on Mar. 18th. it measured 4,5 cm, i. e. its length had increased by 3 cm. In contrast to this, the greatest growth of any individual in the aquarium during the period Mar. 5—18th. was ·5—1 cm.



After having been photographed on Mar. 18th., the animal shown in Fig. 4 was placed back in the aquarium again. Fig. 5 (3/4 nat. size) shown this same individual on Mar. 27th., i. e. 9 days later. Its absolute size had increased considerably, but the oral siphon was relatively shorter again as compared with the rest of the body, tending to resume the ratio characteristic of animals grown throughout in the aquarium. With this should be compared Fig. 6 (3/4 nat. size) which shows one of the animals left in the food jar as it appeared on Mar. 27th., the date on which Fig. 5 was photographed.

The essential points, then, are that removal of aquarium-grown animals to a jar containing an abundant growth of algae produces a great increase of the oral siphon length as compared with the length of the rest of the body. Replacement into the aquarium brings about a relative shortening of the siphon again as further growth proceeds. It should be further mentioned that the same effects were obtained repeatedly. Series II of experiments is alone given in detail here, as an illustration of the general result.

Now there were several factors which were different in the food jar and in the aquarium and which might account for the difference in growth. The temperature and lighting were the same in both, as was also the salinity of the water. The three points in which the conditions in the food culture differed from those in the aquarium were as follows:

(1) Abundance of food (algae).

(2) Volume and lack of motion of water.

(3) H-ion concentration of water.

Further experiments were accordingly made to decide to which of these factors the observed effects were due.

The third factor mentioned requires a word of explanation. It was found by employing Sörensens colorimetric tests[2]) that the H-ion concentration of the water in the jar containing abundant growths of green algae (used in Series II) was considerably less than that of the water circulating through the aquarium. The former gave green with α-Naphtholphthalein and the latter faint green. Again, the former gave rose with Phenolphthalein and the latter no colour. It was then found by tests with both these indicators that the addition of I drop N/10 NaOH to 10 ccm aquarium water gave a solution less alkaline than the weed water, while the addition of 2 drops gave slightly more alkalinity than the latter.

In the experiments illustrated by the photographs of Series III, aquarium-grown animals, of which Fig. 7 (9/11 nat. size) is typical, were employed. The photograph was taken on Mar. 19th., when the animals were about three months old. On this date some of the animals were removed to each of three jars containing equal volumes of,

(1) aquarium water, the sides of the jar being coated with abundant growths of green algae;

(2) aquarium water, containing no additional food material;

(3) aquarium water + 2 drops N/10 NaOH per 10 ccm water, also with no additonal food material.

Jar (2) tested the factors of volume and stillness of the water, and jar (3) the H-ion concentration of the water, without the extra food.

It was found on Mar. 27th. (8, days later) that the animals in jars (2) and (3) were absolutely unchanged as regards the ratio of oral siphon to body length, being exactly similar to the individuals left in the aquarium. Those in jar (1), however, showed the typical siphon elongation of the food culture forms. A typical example from this jar is shown in Fig. 8 (11/14 nat. size.) (After having been photographed, this animal was replaced in the aquarium,

2) Compt. Rend. du Lab. de Carlsberg, 1909.

and on April 11th. a marked shortening of the siphon was again apparent — see Fig. 9 (3/4 nat. size.)

This series consequently proves that the siphon elongation in the food cultures is due to the abundant food itself, and not to the other conditions which are different from those prevalent in the aquarium.

This effect of feeding on the growth of *Ciona* gains additional interest when the condition of mature individuals in their natural habitat is considered. Animals collected from different localities in the Bay of Naples are found to have the oral siphon of different lengths relative to that of the body. Individuals from any given spot, however, agree more or less among themselves in having the siphon longer or shorter. Some have the ratio of the siphon to the body length similar to the aquarium-grown young animals, others have a proportion intermediate between that of aquarium and food culture specimens. None, however, have the excessively long siphons of the last mentioned. That some localities should offer a richer food supply than others is extremely likely, and the laboratory experiments indicate that the variations in relative siphon lengths found in nature are attributable to this cause. The absence of animals with extremely elongated siphons is not surprising, since the food supply in the sea could scarcely ever be as abundant as in the culture jars ot the experiments.

Description of Figures.

The photographs were taken of the animals in the fully extended condition under water. Owing to the weakness of the negatives, the actual photographs could not be reproduced. The figures are accurate outline tracings taken from the photographic prints. In each figure the cross line at the base of the oral siphon is the peripharyngeal band.

Series I.

Figs. 1 & 2. Photographed Mar. 27, × 3/4. Typical aquarium-grown animals, from eggs fertilized Dec. 14.

Series II.

Fig. 3. Photographed Mar. 5, × 9/11. One of a number of animals which came through the circulation and grew in the aquarium. After being photographed these were placed in Jar A, with abundant weed growths.

Fig. 4. Photographed Mar. 18, × 3/4. Typical animal from Jar A. After being photographed it was replaced in the aquarium.

Fig. 5. Photographed Mar. 27, × 3/4. Same animal as Fig. 4, after having been back in the aquarium since Mar. 18.

Fig. 6. Photographed Mar. 27, × 3/4. Typical animal remaining in Jar A.

Series III.

Fig. 7. Photographed Mar. 19, × 9/11. Typical example of aquarium-grown animals (about 3 months old) which were placed on Mar. 19:

1. In jar of aquarium water containing abundant growths of weed.

II. In jar of aquarium water + 2 drops of N/10 NaOH per 10 ccm water. No weed growths.
III. In jar of normal aquarium water without weed growths

Fig 8. Photographed Mar. 27, × 11/14. Typical animal from Jar I. After being photographed this individual was replaced in the aquarium. The animals in Jars II and III were unchanged on Mar. 27.

Fig. 9. Photographed April 11, × 3/4. Animal which had been removed from Jar I to aquarium on Mar. 27.

L. J. Henderson on "The Fitness of the Environment"[1]).

By S. O. Mast.

(From the Zoological Laboratory of The Johns Hopkins University.)

In earlier days when design and special creation were topics of the hour it was generally assumed that the environment had been especially created for the needs of the organism, and the foundation for many an argument favoring the existence and omnipotence of an all-wise Creator was based on statements concerning the fitness of its various factors. But with the appearance of "The Origin of Species" in 1859 this attitude changed and it came to be quite generally held that the organism had been gradually so molded as to fit that part of the world in which it was destined to live. Since that time this assumed molding process has dominated practically all investigation bearing on the relation between animate beings and their surroundings. Thus interest in fitness and adaptation from the point of view of the environment itself was all but lost. In the opinion of the reviewer the greatest value of Henderson's stimulating book lies in the bearing it has on again directing attention to the problem from this point of view.

The book may be divided into three parts. The first part, covering 72 pages, is devoted largely to a characterization of the organism and its environment and a statement of the fundamental problems concerning fitness. Our author recognizes that life has various aspects. In his argument however he aims to consider it only from the mechanical or physico-chemical aspect. He says (p. 31), Life as we know it is a physico-chemical mechanism[2]), and it is probably inconceivable that it should be otherwise. 'As such, it possesses, and, we may well conclude, must ever possess, a high degree of complexity."

---

1) Published by The Macmillan Company, New York 1913, 317 pages.

2) The term mechanism is frequently used to designate merely the material parts of a machine. I assume, however, that Henderson uses the term in a broader sense, that he intends to include in his statement, that life is a mechanism, not merely the idea that it is a complex system of material parts, but that it is such a system in action. If this assumption is valid his definition of life is somewhat broader than that of Aristotle, Spencer and Brooks, in which they state that the essence of life is adjustment.

The environment is recognised as consisting of numerous factors. The most important of these the author holds, are CO_2 and H_2O, and his conclusions regarding the fitness of the environment are based on a treatment of these factors. Thus the author maintains (p. 63) that "Living things permit themselves to be simplified into mechanisms which are complex, regulated, and provided with a metabolism, the environment, by a series of eliminations, is reduced to water and carbonic acid." But he says, on the same page, "These are simplifications counseled solely by expediency. Neither logical process is necessary; each involves a disregard for many circumstances which might be of weight in the present inquiry."

The problem which Henderson has set for solution consists not only of the question as to how fit the environment is for the continuous existence of a complex, durable, automatically regulated system (life), but also of the question as to how it happens that it is fit at all. He says (p. 66), "Water is indeed a wonderful substance which fills its place in nature most satisfactorily, but would not another substance do as well? Is not ammonia, for example, a possible substitute?" and (p. 67), "It will be necessary to find out whether these substances are not only fit but fittest"; and again (p. 37), To what extent do the characteristics of matter and energy and the cosmic processes favor the existence of mechanisms which must be complex, highly regulated, and provided with suitable matter and energy as food? If it shall appear that the fitness of the environment to fulfill these demands of life is great, we may then ask whether it is so great that we cannot reasonably assume it to be accidental. and finally we may inquire what manner of law is capable of explaining such fitness of the very nature of things."

The only point in this section of the book regarding which there is likely to be much controversy concerns the idea of necessity introduced in connection with the definition of life. Organisms have been observed to be very complex and relatively durable; and they have been seen to possess, within certain limits, the power of regulation (adjustment). But is this adequate reason for assuming that they must necessarily be as they are? Are they not as they are simply owing to the action of their surroundings, and could not living beings, radically different, exist if the environment were quite fifferent? These questions will come up again later.

The second part of the book covers 200 pages devoted to a detailed study of the properties (chemical and physical) of H_2O and CO_2, their elements, and various compounds derived from them with reference to their fitness for the use of living beings. It is concluded from this study that these compounds, forming the very

essence of the environment, are not only fit but fittest, that there are no others which could be substituted without loss to the organism. Our author says (p. 272), "The fitness of the environment results from characteristics which constitute a series of maxima — unique or nearly unique properties of water, carbonic acid, the compounds of carbon, hydrogen, and oxygen and the ocean — so numerous, so varied, so nearly complete among all things which are concerned in the problem that together they form certainly the greatest possible fitness. No other environment consisting of primary constituents made up of other known elements, or lacking water and carbonic acid, could possess a like number of fit characteristics or such highly fit characteristics, or in any manner such great fitness to promote complexity, durability, and active metabolism in the organic mechanism which we call life."

The treatment of this subject is comprehensive, intelligent and intensely interesting. It is, in the reviewer's opinion, a valuable contribution to science, in spite of the fact that a thorough and altogether excellent treatment of the same general subject containing similar conclusions appeared in the "Bridgewater Treatises" approximately one hundred years ago, for it brings the whole matter once more up to date. It is very interesting to find that the results of the marvelous recent development in physics and chemistry so admirably incorporated by Henderson in his work serve only to strengthen the conclusion of the earlier authors with reference to the degree of fitness of the more important factors in the environment. It is to be regretted that other factors were not included in this thorough study, especially nitrogen and its compounds.

There seems to be no room for doubt regarding the conclusion that C, H, and O and their compounds are not only fit but fittest, that no other known elements or compounds could in any way be substituted without loss to the organism. But I think this does not necessarily mean, as the author appears to imply in the third part of the book covering 38 pages devoted largely to philosophic speculations, that the fitness of the environment is not solely due to adaptation on the part of the organism, that Carbon, Hydrogen, Oxygen, etc., are not fittest simply because the organism in the process of evolution seized upon the fittest factors in the environment. It does not show that complex, durable, self-regulating systems (life according to Henderson), perhaps less efficient in certain respects than we have at present, could not exist by making use of other elements. Nor does this or anything else in the book seem to warrant the author's final conclusion (p. 312) that, "the properties of matter and the course of cosmic evolution are . . . intimately related to the structure of the living being and to its activities"; and that "the whole evolutionary process, both cosmic and organic,

is one, and the biologist may now rightly regard the universe in its very essence as biocentric", if he means to imply by this language, as he seems to, that the properties of the chemical elements (matter) are dependent upon life. It does however show that if fitness of the environment is due solely to adjustment on the part of the organism adaptation is even more nearly perfect than had been suspected.

The author admits that "existing knowledge provides no" explanation of the fitness of the environment. He says (p. 276), "There is, in truth, not one chance in countless millions of millions that the many unique properties of carbon, hydrogen, and oxygen, and especially of their stable compounds water and carbonic acid, which chiefly make up the atmosphere of a new planet, should simultaneously occur in the three elements otherwise than through the operation of a natural law which somehow connects them together. There is no greater probability that these unique properties should be without due cause uniquely favorable to the organic mechanism. These are no mere accidents, an explanation is to seek. It must be admitted, however, that no explanation is at hand." Ideology and vitalism, he maintains, do not help us. But he admits (p. 280) that "biological science has not been able to escape the recognition of a natural formative tendency", and holds that fitness of the environment also results from a "tendency, a bent, a direction of flow or development". This strikes the reviewer as being strongly charged with teleology, but Henderson says (p. 279), "ordinary teleology is dangerous doctrine is science", and he proceeds to annihilate it together with vitalists, another precarious doctrine.

He contends that those who postulate an "extraphysical influence" to account for adaptation in the organic must make the same postulation to account for fitness in the inorganic. But this reduces both to the same level and does away with vitalism. He says (p. 299), "The two fitnesses are complementary; are they then single or dual in origin? The simple view would be to imagine one common impetus operating upon all matter, inorganic and organic, through all stages of its evolution, in all its states and forms, and leading to worlds like our own through paths apparently purposeful and really not explained. Such, it seems to me, is the natural hypothesis for the vitalist to adopt. But then vitalism vanishes; only teleology remains, for the unique characteristic of life is gone". However if teleology is at work at all in the inorganic it is at work at the very "basis of physical science . . . Yet it is certain that physical science needs no teleology to explain its phenomena and processes" (p. 301). "If, then", he continues (p. 305), "cosmic evolution be pure mechanism and yet issue in fitness, why not organic evolution as well? Mechanism is enough

in physical science, which no less than biological science appears to manifest teleology; it must therefore suffice in biology". Thus our author holds that he has relegated both vitalism and teleology to the rubbish heap and has established mechanism in their place. He maintains however that mechanism will not account for all, so he creates what he calls "a new teleology", a factor which is endowed with the very significant business of giving to energy and matter their original properties and other characteristics that may prove to be necessary. "Our new teleology," he says (p. 308), "cannot have originated in or through mechanism, but it is a necessary and preestablished associate of mechanism. Matter and energy have an original property, assuredly not by chance, which organizes the universe in space and time . . . Given the universe, life, and the tendency, mechanism is inductively proved sufficient to account for all phenomena".

After having carefully read and re-read this part, the reviewer leaves it with a feeling that he has been wandering in a circle, that at the close he is precisely where he was in the beginning. This may be due largely to limitation on the part of the reviewer or to the inherent obscurity of the subject-matter treated. But, in my opinion, there are other important factors involved here. The terms vitalism, mechanism, teleology, and the like, are at present used in so many different senses that it seems evident that every discussion bearing on them without a thoro-going exposition of precisely what ideas are intended to be conveyed by their use, is futile. It is the lack of such an exposition in the book before us that makes it quite impossible to get more than a superficial idea of what the author claims to have established regarding them. What is the essence of the vitalism and the teleology that have been banished and of the mechanism that has been substituted in their place? What does the author mean when he says" physical science needs no teleology to explain its phenomena and processes"? What sort of vitalism is it that is eliminated by the necessary postulation of" "extraphysical influences" to account for fitness in the inorganic realm? He says (p. 308), as quoted above, that matter and energy organise the universe, but he also says that given the universe, life, and the tendency, mechanism is sufficient to account for all phenomena, — implying that life is not part of the universe which is organised by matter and energy, that it is some extraneous entity. Must it not be concluded from this statement that there is a profound difference between animate and inanimate systems? And might not this be considered as the very essence of a vitalism?

The biological atmosphere is nowadays charged nearly to saturation with the terms referred to above, and signs of the

times indicate that such illuminating discussions as have recently come from Driesch, Jennings, Lovejoy and many others will, in the near future, form a precipitate that can be handled with a considerable degree of precision, and that we may some day know more nearly what we are talking about when we use them. In the meantime there appears to be little cause for apprehension. The doctrines supposed to be lurking behind vitalism and teleology as well as mechanism may be far less dangerous than statements made here and there in the heat of argument would indicate.

The aim of Science is experimentally to ascertain the order of events in Nature, so that we may adjust our actions in such a way as to avoid disaster or alter events in accord with our desires. That the order of numerous phenomena in the biological world has been established with a fairly high degree of accuracy can not be doubted, and that there is every prospect that numerous other orders will be ascertained can likewise not be doubted. I am unable to understand how any doctrine short of one which denies this, that is, the prospect of being able to ascertain the order of many more biological phenomena, can seriously interfere with progress. Some doctrines of vitalism if not all state that there are biological phenomena, the order of which can not be ascertained, that is, they teach experimental indeterminism with reference to some vital phenomena, but none, so far as I know, states that the limit has been reached.

If this be true the aim of every vitalist, no matter of what shade or stripe, must be to ascertain the order of vital phenomena as far as possible, but this is precisely the aim of every mechanist. Thus all sorts of vitalism as well as all sorts of mechanism demand the employment of every means at our command, in attempting to ascertain as far as possible the order or sequence of biological phenomena. The essential difference between these two schools of thot lies in the fact that the former holds that there are phenomena associated with animate systems the order of which cannot be ascertained; in other words, that there are, in the series of some vital phenomena, factors which are not amenable to experimental analysis, while the latter school holds that there are no such phenomena in the processes of life; or, at any rate, if there are, they are of the same nature as some found in the inanimate world. It is held by not a few that it is this peculiar characteristic of the doctrine of vitalism that is dangerous. It is maintained that those who believe in this doctrine are likely to be careless workers, for their principles, it is asserted, leads them to ascribe phenomena to mysterious factors rather than to exert themselves to trace back as far as possible the sequence of events.

This assertion, in fact, ordinarily takes the most prominents place in arguments against vitalism, rather than, in my opinion, the far more significant question as to the validity of the evidence given in support of the doctrine under consideration; that is, the foremost question in such arguments usually concerns not the truth of vitalism but the effect of its adoption on investigation. Before much importance, however, can be attached to the assertion mentioned, it must be demonstrated that the rejection of vitalism and the adoption of mechanism actually results in investigation of a higher order. There are, no doubt, many professed vitalists who are very weak scientific investigators, but there are also professed mechanists who are equally weak in this pursuit. Do the doctrines these men hold make them weak? That is the question. However one may be inclined to answer this question it is well to remember that some of the most fruitful investigators have been vitalists of one type or another. I need only to mention Johannes Müller, frequently referred to as the greatest physiologist of all times, Gregor Mendel, the father of our most famous doctrine in heredity, and Abderhalden, a leader in the synthesis of proteins.

Eine neue Weberameise, Polyrhachis armata le Guillou.

Von W. Karawaiew (Kiew).

(Mit 1 Figur.)

Bekanntlich werden als Weberameisen solche bezeichnet, welche ihr Nest vermittelst des Spinnsekretes ihrer Larven spinnen, wobei sie die Larve als ein Weberschiffchen gebrauchen. Die bisher bekannten Formen sind *Oecophylla smaragdina* Fb. (Indien, Ceylon, Sunda-Ins., Malakka, Cochinchina, Timor, Molukken, Neuguinea, Bismarck-Archipel, Ostafrika), *Oe. smaragdina* subsp. *subnitida* Em. (Neuguinea, Salomo-Ins.), *Oe. smaragdina* subsp. *virescens* Fb. (Aru, Key-Ins., Neuguinea, Ozeanien, Australien), *Oe. longinoda* Latr. (Gabon, Senegal, Sansibar, Kongo), *Camponotus senex*, F. Sm. (Brasilien, Zentralamerika, Mexiko) und *Polyrhachis dives* F. Sm. (Malayische Ins., Indochina, China, Papua). Auf Grund eines indirekten Beweises (kolossale Entwickelung der Spinndrüsen der Larve) können wir dazu auch *Polyrhachis mülleri* For. rechnen, deren Spinnest ich auf Java erhalten und beschrieben (4) habe[1]). Wahrscheinlich gehören noch viele andere *Polyrhachis*-Arten zu den Weberameisen, z. B. solche, welche ihr Kartonnest mit einer seidenen inneren

1) Dagegen bietet meine Arbeit (4) keinen Grund dazu, auch *P. alexandri* Karaw., wie das Wheeler (9) tut, als eine Weberameise zu betrachten, denn das beschriebene und abgebildete (Fig. 14) junge Nest dieser Ameise ist, im Gegensatz zu dem von *P. mülleri*, ein typisches Kartonnest.

Hülle austapezieren, doch fehlen dazu sowohl direkte Beobachtungen, als auch eine Untersuchung der Larven, durch die ein indirekter Beweis geliefert werden könnte.

Im Winter 1912—13, während meines Aufenthaltes in Buitenzorg auf Java, glückte es mir durch direkte Beobachtung festzustellen, dass auch *Polyrhachis armata* le Guillou[2]) eine Weberameise ist.

Zwei Nester dieser in Buitenzorg nicht so sehr häufigen großen schwarzen Art fand ich in dem unteren Teile des Botanischen Gartens. Da ich nur ein Nest mitnahm, und das übriggebliebene dank seiner ziemlich versteckten Lage vielleicht noch längere Zeit unzerstört bleiben dürfte, so will ich auf jeden Fall einen künftigen Interessenten auf seine Lage hinweisen. Es befindet sich in der Abteilung des Gartens, die auf dem Plan mit VI B bezeichnet ist. Dort liegt eine Wiese, welche rechts von einem geraden Wege und links durch eine halbbogenförmige Reihe von strauchartigen Euphorbien abgegrenzt ist. Das Nest befindet sich auf einer Euphorbie ungefähr in der Mitte der Reihe an der konvexen Seite derselben. Das zweite Nest befand sich auf einem Nachbarstrauch.

Aus der Literatur ist von dem Charakter des Nestes von *P. armata* nichts bekannt. Bingham (1) schreibt nur (p. 393) von *P. defensus* Sm. = *P. armata* var. *minor* For.: "I once found a huge nest of the larger variety built inside a Forest Department Inspection bungalow. It extended across a window and a portion of the outer wall. The nest measured $4'—3'' \times 2'—7 \times 5^1/_4''$".

Eine photographische Aufnahme von einem der zwei von mir gefundenen Nester, nämlich von dem zurückgebliebenen, befindet sich umstehend. Es ist ein beinahe reines Gespinstnest von bleicher Holzfarbe mit einer geringen Quantität eingewobener pflanzlicher Partikel. Beide Nester waren in wagerechter Richtung verlängert, das abgebildete 35 cm lang, das andere ungefähr ebensoviel. Sie waren an der unteren Fläche eines Euphorbiaastes in der Art befestigt, dass sie in Form eines queren Sackes herunterhingen. Wenn von unten ein anderer Ast in den Bereich des Nestes kommt, so nimmt er auch teil an der Begrenzung des Nestes oder geht durch dasselbe hindurch. In dem Neste befinden sich ziemlich große Kammern von unregelmäßiger Form, die miteinander kommunizieren, nach außen führen eine Anzahl Ausgangsöffnungen. An einem Neste beobachtete ich an einer Stelle unten ein sehr lockeres teilweise durchlöchertes Gewebe mit verschiedenen Abfallprodukten verunreinigt, die hier scheinbar regelmäßig ausgeworfen wurden. Ob sich eine solche Einrichtung auch an dem anderen Neste befand, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten.

2) Assam, Burma, Tenasserim, Borneo, Java, Philippinen.

Die Ameisen sind sehr erregbar und werden bei der geringsten Beunruhigung sehr angriffslustig. Dabei kommen sie in großer Anzahl aus dem Neste heraus, die ☿☿ laufen herum und stellen sich in der Weise auf, dass sie das Abdomen, ebenso wie viele andere *Camponotinen*, zwischen die Beine gebogen, nach außen richten und den Feind mit der Säure bespritzen. Ihre Stellung scheint zu beweisen, dass sie ein gutes Gesicht besitzen. Die Säure wird auf große Entfernung ausgespritzt. Ich bekam bei solcher Gelegenheit eine Salve gerade in das Auge, in ungefähr $^2/_3$ Meter Entfernung von dem Neste. Der Schmerz war ziemlich groß und ging erst nach 2—3 Tagen ganz vorüber.

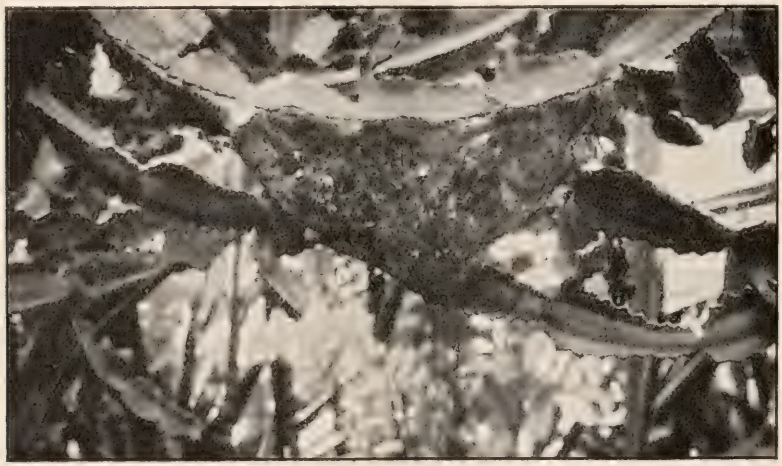


Fig. 1.

Schon als ich das Material des Nestes von *P. armata* sah, kam ich auf den Gedanken, eine Weberameise vor mir zu haben. Um den Vorgang des Spinnens zu beobachten, zerstörte ich teilweise ein Nest und ging während einiger Tage von Zeit zu Zeit zu dem Neste, um die Art und Weise der Reparatur zu kontrollieren. Das gelang mir aber nicht, denn jedesmal, wenn ich kam, traf ich das Nest in demselben beschädigten Zustand und als ich später einmal wieder kam, war die Beschädigung schon vollständig wieder hergestellt. Bald musste ich nach Tjibodas fahren und schob meine Experimente für längere Zeit auf.

Nach der Rückkehr von Tjibodas hatte ich auch außerdem viel zu tun, und erst nach einiger Zeit wiederholte ich mein Experiment mit dem Zerstören des Nestes. Jetzt ging ich öfter zu demselben und konnte eines Tags zu meiner Befriedigung feststellen, dass einige ☿☿ je eine Larve in den Kiefern hielten und damit die Beschädigung reparierten. Es war erst ein äußerst lockeres Nest ge-

flochten. Die Arbeit beobachtete ich in einer Entfernung von ungefähr einem halben Meter. Ein Irrtum war also ausgeschlossen; ich sah ganz genau, dass die ☿☿ vermittelst der Larven woben. Als ich aber mein Gesicht etwas mehr dem Neste näherte, hörten die Ameisen auf weiter zu arbeiten und verbargen sich. Ein längeres Warten nutzte nichts, — die Arbeit wurde nicht fortgesetzt. Wir sehen also, dass die ☿☿ in bezug auf das Weben äußerst scheu sind. Dadurch unterscheiden sie sich ganz besonders von *Polyrhachis dives*[3]).

Gleich *P. dives* spinnen auch die Larven von *P. armata* Kokons.

Bald musste ich nach Amboina und den Aru-Inseln abreisen. Nach der Rückkehr nach Buitenzorg verblieb ich daselbst nur einige Tage und konnte meine Beobachtungen nicht fortsetzen. Die Hauptsache habe ich aber festgestellt.

Zum Schluss noch eine kleine Notiz über Priorität. In der Arbeit „Beobachtungen an den Weberameisen" (2) teilt Doflein seine Beobachtungen an *Oecophylla smaragdina* mit, wie bei der Ausbesserung der Beschädigungen des Nestes ein Teil der ☿☿ die Blattränder zusammenhält, während andere ☿☿ dieselben aneinander spinnen. Diese Beobachtung hält Doflein für neu, Kusnetzov hat aber in seinem Referat (5) dieser Arbeit gezeigt, dass derselbe Vorgang schon von Saville-Kent (7) an „*Formica viridis*" (*Oecophylla smaragdina virescens*) beobachtet worden ist. Saville-Kent gibt eine ausführliche Beschreibung des Vorgangs und ähnliche Abbildungen wie Doflein.

In demselben Referat wird noch gezeigt, dass nach Ridley (6), dem ersten Entdecker des Webens vermittelst der Larven, diesen Vorgang, ohne etwas von der Entdeckung Ridley's zu wissen, nicht Green (3), sondern der genannte Saville-Kent im Jahre 1891 von neuem entdeckt hat. Nach ihm folgt erst Green, der die Sache bestätigt hat.

Benutzte Literatur.

1. Bingham, C. T., The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera. Vol. II. Ants and Cuckoo-Wasps. London 1903.
2. Doflein, F., Beobachtungen an den Weberameisen. Biolog. Centralbl. 1905, XXV, pp. 497—507.
3. Green, E. E., On the Habits of the Indian Ant (*Oecophylla smaragdina* F.). Trans. Ent. Soc. London 1896, Proc. pp. IX—X.
4. Karawaiew, W., Systematisch-biologisches über drei Ameisen aus Buitenzorg. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol. 1906, Bd. II (I. Folge Bd. XI), pp. 369—376.
5. Kusnetzov, N., (Referate über die Arbeiten von Doflein (2) und Wasmann (8), in russischer Sprache). Revue Russe d'Entomologie 1905, Bd. V, pp. 244—245.

3) Wasmann (8).

6. Ridley (Über *Oecophylla*). Journ. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. Singapore 1890, p. 345.
7. Saville-Kent, W., The Naturalist in Australia. London 1897.
8. Wasmann, E., Beobachtungen über *Polyrhachis dives* auf Java, die ihre Larven zum Spinnen der Nester benutzt. Notes from the Leyden Museum, 1905, XXV, pp. 133—140.
9. Wheeler, W. M., Ants their Structure, Development and Behavior, New York 1910.

Sperrtriebe am Käferthorax.

Von Privatdozent Dr. F. Stellwaag, Erlangen.

(Mit 9 Figuren.)

Eingehende Untersuchungen über Sperrtriebe am Tierkörper verdanken wir besonders Thilo (2), der, angeregt durch die Studien von Reuleaux (3), mit einer großen Zahl derartiger tierischer Mechanismen bekannt gemacht hat. Er hat auch das Gesetz formuliert: „Überall dort, wo es erforderlich ist, einen Körperteil dauernd in ein und derselben Stellung zu erhalten, findet man diese Arbeit den Muskeln durch Sperrvorrichtungen abgenommen oder erleichtert." Sperrtriebe aus starren Elementen kommen besonders bei Arthropoden und unter diesen wieder bei Käfern vor, da deren Skelett außerordentlich kräftig chitinisiert ist. Schon Reuleaux hat zur Erläuterung derartiger Vorrichtungen fast ausschließlich Beispiele aus der Ordnung der Käfer herangezogen. Im folgenden möchte ich auf bisher unbeachtete wichtige Gesperre des Käferthorax hinweisen.

Vor kurzer Zeit hat Thilo (2c) die Mechanik des Emporschnellens bei den Elateriden genauer studiert und einen Brustdorn am Prothorax von *Dytiscus marginalis* L. erwähnt, den der Käfer gegen ein flaches Grübchen am zweiten Brustring stützt. Er dient dazu, den ersten und zweiten Ring fester aneinander zu schließen und und die Intersegmentalmembran zu schützen.

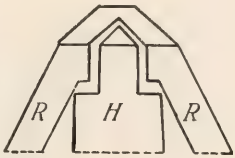
Dieser Brustdorn stellt das kaudal verlängerte Prosternum vor, das sich nach hinten verdickt. Ein Querschnitt durch den hinteren Abschnitt gleicht ungefähr einem Prisma, dessen Seitenflächen an bestimmter Stelle durch eine seichte Grube jederseits etwas eingebuchtet sind. Das frei hervorragende Ende des Fortsatzes passt in eine Längskerbe an der Ventralseite des zweiten und dritten Thoraxsegmentes und lässt sich in ihr zwangsläufig hin- und herschieben. Vorn konvergieren die Seiten der Rinne und springen gegen die Lichtung ein wenig ein. Dadurch passen sie ziemlich genau in die Grübchen des Fortsatzes. Die Verhältnisse werden stark schematisiert durch beifolgende Zeichnung (Fig. 1) wiedergegeben.

Der Fortsatz (*H*) vermag wohl leicht in der Kerbe nach hinten zu gleiten, dagegen wird er bei der Bewegung nach vorn durch

die vorspringenden Kanten der Rinne festgehalten und es kommt so durch die Vereinigung des Dornes mit der Kerbe eine innige Verbindung zwischen Pro- und Mesothorax zustande.

Der Anschluss der beiden Segmente wird durch ein zweites Gesperre an der Dorsalseite verstärkt. Das Protergum, das sich ein Stück weit in das Innere des Segmentes umschlägt, besitzt unterhalb seiner hinteren Kante eine ihr parallel gerichtete kammartige Leiste. Ihr entspricht ein Einschnitt, der quer über das Schildchen und die Vorderenden der Elytren läuft. Beide Teile passen mit kongruenten Flächen aufeinander, der sperrende Teil ist die Leiste, der gesperrte das Schildchen und seine Nachbarschaft. Wir haben es also auch hier mit einer Zugklinke oder einem laufenden Gesperre zu tun.

Figur 1.



Schematische Darstellung des Hakenfortsatzes von *Dytiscus marginalis* L. in der Kerbe des Meso- und Metasternum. — *H* Hakenfortsatz. — *R* Ränder der Kerbe.

Durch den dorsalen und ventralen Mechanismus werden die beiden Brustringe fest zusammengehalten. Die Intersegmentalmembran und besonders das erste Stigma, das niemals unter Wasser funktioniert, erhält dadurch den denkbar besten Schutz. Die wichtigste Bedeutung der Gesperre besteht aber wohl darin, dass Pro- und Mesonotum eine ununterbrochene glatte Oberfläche bilden, über die das Wasser ohne merklichen Widerstand fließt, wenn der Käfer schwimmt. Da auch der Kopf in den Prothorax hineingezogen wird, erhält der Körper diejenige elliptische Gestalt, die bei einer Bewegung das Auftreten hemmender Wirbelströme am besten verhindert.

Auch die Vorwärtsbewegung in der Luft geht mit Hilfe von Gesperren vor sich.

An der Basis der Elytren liegen zwei Gesperre dicht nebeneinander. Wenn der Käfer den Deckflügel aus seiner Ruhelage horizontal nach vorn bringt, wird er in bestimmter Lage fixiert, ein Vorgang, den man jederzeit an frisch getöteten Käfern nachahmen kann. Das Gesperre ist an der Achsel des Deckflügels angebracht, also in einem Bezirk, der in mehrere minutiöse Elemente zerteilt ist, um dem Flügel mannigfache Bewegungen in horizontaler und vertikaler Richtung zu ermöglichen. In Figur 2 habe ich die allgemeine Situation der Elytrenachsel von der Dorsalseite dargestellt und durch einen Pfeil die Stelle bezeichnet, wo sich die Gesperre befinden. An ihrem Aufbau sind verschiedene Elemente beteiligt. Den einen Teil bilden zwei Apophysen der Achsel, die Medialapophyse (Figur 2 u. 3 *Am*) und die Lateralapophyse (*Al*),

die durch eine Kerbe voneinander getrennt sind. Medial schließen sich an sie zwei Achselplättchen (*Ach I*, *Ach II*), die den Übergang zum Schildchen vermitteln, auf dessen lateraler Kante sie sitzen. Das erste (*Ach I*) hat die Form eines Hakens, dessen Kopf nach oben stark gekrümmt ist. Bei geschlossenen Elytren sind die Apophysen ziemlich weit von ihm entfernt. Dagegen ist das zweite Achselstück (*Ach II*) durch ein schmales elastisches Band stets mit der Medialapophyse (*Am*) verbunden. Wie eine Türe durch ihre Angeln um den Türpfosten bewegt wird, so rotiert die mediale Apophyse und mit ihm der Deckflügel um das zweite Achselplättchen (*Ach II*). Bei der Drehung des Deckflügels aus

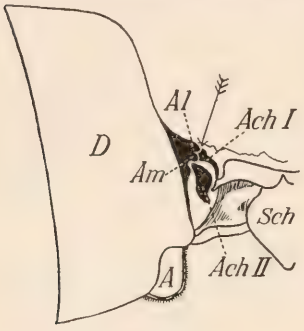


Fig. 2.

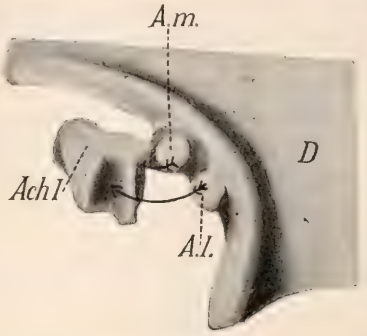


Fig. 3.

Figur 2. Achsel des linken Deckflügels von *Dytiscus marg.* L. in der Dorsalansicht. V = 5 : 1. — *A* Alula. — *Ach I* Achselstück I. — *Ach II* Achselstück II. — *Al* Lateralapophyse. — *Am* Medialapophyse. — *D* Fläche des Deckflügels. — *Sch* Schildchen.

Figur 3. Achselstück I und die Basis des Deckflügels von *Dytiscus* (Modell). Ansicht von vorn. — Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung des Deckflügels an. — *Ach I* Achselstück I. — *Al* Lateralapophyse. — *Am* Medialapophyse. — *D* Deckflügel.

der Ruhelage nach vorn schiebt sich die Medialapophyse (*Am*) in den Spaltraum zwischen die Enden der beiden Plättchen und schnappt in diese Kerbe ein. Der dadurch hergestellte sichere Zusammenschluss von Apophysen und Achselplättchen, d. h. des Deckflügels mit dem Schildchen wird verstärkt durch das benachbarte Gesperre. Um seine Form und die Art des Zusammenschlusses der Teile festzustellen, habe ich ein naturgetreues Modell hergestellt (Figur 3), das die Apophysen und das Achselstück I in dem Augenblick darstellt, wo das Gesperre noch nicht geschlossen ist.

Das erste Achselstück besitzt an seinem Kopfe zwei Gruben, die genau über die Enden der Apophysen passen. Doch ist dies nicht in jeder Stellung der Fall. Die beiden Komponenten schließen nur dann genau aufeinander, wenn der horizontal vorgezogene Deckflügel ein wenig aufwärts steigt.

Die beiden Elytrengesperre bewirken, dass der Deckflügel schief nach hinten und oben absteht, wobei er so gedreht ist, dass ein Teil der Unterfläche bei der Betrachtung des Käfers von vorn zu sehen ist. Daraus folgt, dass die Elytren während des Fluges keine nennenswerten Schläge machen können; ihre Fibrierbewegungen sind zum größten Teil auf den Einfluss des Metathorax und der Hinterflügel zurückzuführen.

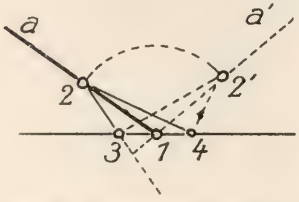


Fig. 4. Kopie der Figur 657 von Reuleaux. Erklärung im Text.

Die exakte anatomische Untersuchung der Gesperre lehrt ganz andere Verhältnisse kennen, als sie Reuleaux für das Elytrengelenk angenommen hatte. Er sagt: Ein drittes Gesperre hält die Flügeldecken ausgespannt, ohne dass eine Muskelanstrengung dazu erforderlich ist. Hier ist ein kraftschlüssiges Bandgesperre benutzt . . . In der schematischen Figur (Figur 4) ist *a* die Flügeldecke und sind *2*, *3* und *2*, *4* elastische Bänder. Bei der Lage

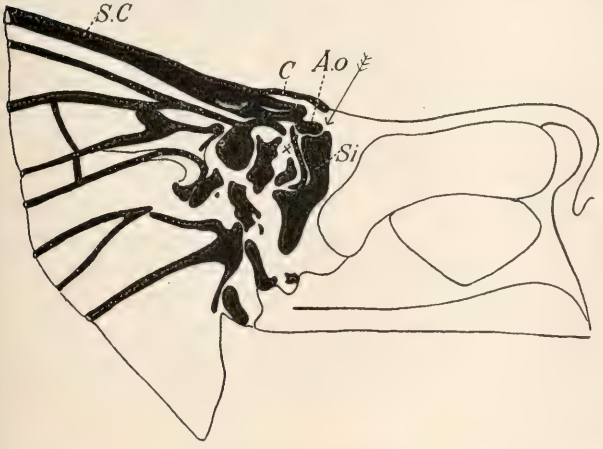


Fig. 5.

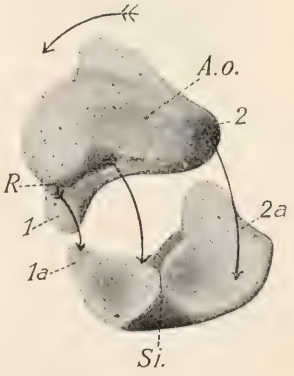


Fig. 6.

Figur 5. Dorsale Ansicht der Hinterflügelwurzel von *Dytiscus*. V = 5 : 1. — *Ao* obere Apophyse. — *C* Costa. — *SC* Subcosta. — *Si* Sigmoid. — *x* federnde Spange des Sigmoides. — Der Pfeil weist auf die Lage des Gesperres hin.

Figur 6. Modell des Fluggesperres von *Dytiscus*. Ansicht von vorn. — Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung an. — *Ao* Obere Apophyse. — *R* Rinne. — *Si* Sigmoid. — *1* Fortsatz 1 der oberen Apophyse. — *2* Fortsatz 2 der oberen Apophyse. — *1a* Fortsatz 1a des Sigmoides. — *2a* Fortsatz 2a des Sigmoides.

1, *3*, *2*, *4* ist der Hebelarm der Anspannung *2*, *3* so viel größer als derjenige der Anpassung *2*, *4*, dass die Flügeldecke in der Lage *1*, *a* erhalten wird. Das Umgekehrte gilt bei der Lage *1*, *a*.

Auch der Hinterflügel besitzt an seiner Wurzel ein ähnliches Gesperre. Es befindet sich zwischen dem Ende der Subcostalader

oder der oberen Apophyse (Figur 5 *Ao*) und dem *S*-förmig gebogenen Sigmoidplättchen (Figur 5 *Si*). Beide stoßen mit ihren Enden aneinander und zeigen an diesen Stellen eine komplizierte Oberfläche. Die obere Apophyse ist knollenförmig und teilt sich in zwei kurze Erhebungen. Über der ersten verläuft eine Rinne (Figur 6 *R*), die nach der zweiten zu verstreicht. Der Kopf des Sigmoides hat in der Aufsicht die Gestalt eines Hufeisens, dessen Mittelstück sehr kräftig ausgebildet ist. Dieser Teil besitzt zwei napfartige Vertiefungen nebeneinander. Die Figur 6 stellt das Gesperre geöffnet dar. Wird es durch die Bewegung der Subcosta geschlossen, so findet zunächst eine schwache Rotation der Subcosta in der durch einen Pfeil angedeuteten queren Richtung statt, wodurch der Fortsatz *1* unter *1 a* zu liegen kommt, während der Fortsatz *2* sich über *2 a* legt. Nach dieser Kreuzung schiebt sich der Fortsatz *2* mit der oberen Apophyse in die Vertiefungen des Sigmoides und schnappt in dieser Stellung ein. Beim Schluss des Gesperres wirkt ein spangenartiger Teil des Sigmoides (Figur 5 x) gewissermaßen als Feder, indem er auf den Kopf der Subcosta drückt, gleich dem Achselstück *II* am Gesperre des Deckflügels.

Der hier geschilderte Mechanismus ist außerordentlich wichtig für den Käfer, denn durch ihn werden die Ausschläge des Flügels erst ermöglicht. Die erwähnte Rotation des Flügels aus der Ruhelage nach vorn, die durch Muskelkraft erfolgt, glättet die querläufige Falte der Flügelfläche (die Käfer falten bekanntlich ihre großen Hinterflügel unter den Elytren) und vermittelt den Schluss des Fluggesperres. Ist die obere Apophyse in das Sigmoid eingeschnappt, dann wird ohne Muskelkraft die ausgebreitete Fläche gespannt gehalten und alle Bewegungen des Metatergum werden auf den Flügel übertragen. Von der enormen Leistung des minutiösen Mechanismus bekommt man einen Begriff, wenn man die Zahl der Flügelschläge, das Gewicht des Körpers und die Schnelligkeit des Fluges in Betracht zieht.

An der Unterseite der Flügelwurzel ist ein Gesperre vorhanden, das den Flügel in der Ruhelage vollkommen fixiert. Die Costa hat in der Gegend der Wurzel die Gestalt einer oblongen Platte und ist längs der einen Kante mit der Subcosta verschmolzen. Die Platte liegt aber nicht in der gleichen Fläche, wie die ebenfalls breit entwickelte Subcosta, sondern biegt sich gegen diese ab, wie man ein Blatt Papier umknicken kann (Figur 8 *C* u. *Sc*). Wie aus den Figuren 7 und 8 ersichtlich, springt die Costa außerdem als kräftiger Sporn frei über die Subcosta vor. Diese endet mit einem rundlichen, beim Tier durch seinen Glanz auffallenden Knopf, den ich in Anlehnung an Amans (1) als untere Apophyse bezeichne (Figur 7 und 8 *Ap u*). Die Innenseite der vereinigten Adern Costa und Subcosta entspricht in ihrer Plastik der Oberfläche des Sperr-

höckers (*Sph*). Dieser stellt das obere Ende eines Stabes dar, der sich nach dem Inneren des Metathorax zu hinter dem Episternum als Insertionsstelle des Musculus extensor alae anterior napfartig erweitert. Er hat die Form eines Halbringes, dessen mittlere Partie sich zu einem vorspringenden Gesimse erweitert. Dicht neben dem Sperrhöcker läuft ein kräftiger säulenartiger Fortsatz des Epimeron, der Pleuralgelenkkopf (Fig. 7 *Plk*), dessen Endabschnitt bei den Flügelbewegungen als Stützpunkt funktioniert. Die stabartige Verlängerung des Sperrhöckers gelenkt mit dem Pleuralkopf durch ein schmales Ligament, das schwach spiralig zwischen beiden verläuft. Die Kon-

Fig. 7.

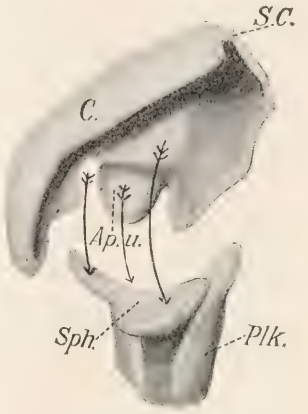


Fig. 8.

Figur 7. Aufsicht auf die Unterseite der Flügelwurzel von *Dytiscus*. Der Flügel ist der Klarheit halber unnatürlich hochgehoben. V = 5 : 1. — *Ap* Untere Apophyse. — *C* Costa. — *Es* Episternum. — *Plk* Pleuralgelenkkopf. — *Sph* Sperrhöcker.

Figur 8. Modell des Fluggesperres an der ventralen Seite der Flügelwurzel von *Dytiscus*. — Die Pfeile sollen die Bewegungsrichtung verdeutlichen. — *Ap* Untere Eapophyse. — *C* Costa. — *Plk* Pleuralgelenkkopf. — *Sph* Sperrhöcker.

traktion des Muskels bewirkt eine Drehung des Sperrhöckers um den Pleuralgelenkkopf. Bei geschlossenem Gesperre liegt der orale Ast des Sperrhöckers genau in dem Spalt zwischen Costa und unterer Apophyse, während das Gesimse von dem Teil des Subcosta darüber bedeckt wird. Die untere Apophyse greift hinter das Gesimse, so dass die Kerbe, die sie von der Subcosta trennt, gerade auf die innere Gesimskante zu liegen kommt, und wie Nut und Feder in diese eingreift. Ein Querschnitt durch den geschlossenen Mechanismus zeigt die Beziehungen der Teile noch besser als die Aufsicht auf die kongruenten Flächen (Figur 9).

Man erkennt, dass Costa (*Co*), Subcosta (*Sco*) und untere Apophyse (*Ap u*) den Sperrhöcker (*Sph*) völlig umfassen, und es

scheint nach dem Querschnitt geradezu unmöglich, dass sich das Gesperre lösen lässt. Damit die untere Apophyse frei werden kann, ist es notwendig, dass der Sperrhöcker durch den Zug des Extensor um den Pleuralgelenkkopf rotiert, so dass der vordere Sporn sich nach innen neigt. Dadurch bekommt der Kopf einen beschränkten Spielraum und zieht die Costa nach unten und abwärts. Infolgedessen springt der Knopf auf das Gesimse des Sperrhöckers. Kurz

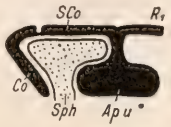


Fig. 9. Schematischer Querschnitt durch Costa (*Co*), Subcosta (*Sco*), Radius (R_1), Sperrhöcker (*Sph*), und untere Apophyse (*Ap u*).

nachdem dieses Gesperre geöffnet ist, wird das oben besprochene Fluggesperre geschlossen und bringt den Flügel in mechanische Abhängigkeit vom Metatergum.

Außer den hier mitgeteilten Gesperren konnte ich noch eine Reihe anderer feststellen, die allerdings nicht die gleiche wichtige funktionelle Bedeutung besitzen. Sie sind zum Teil noch minutiöser und dienen im wesentlichen dazu, den Deckflügel mit dem Thorax zu verbinden. Ihre Zahl schwankt zwischen 10 und 15, je nach dem Grad der Spezialisierung der Familie.

Literaturverzeichnis.

1. Amans, Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Annales des scienc. natur. Zool. VI. série. Tome XIX. 1885.
2. Thilo, O., a) Sperrvorrichtungen im Tierreich. Biolog. Centralblatt 1899, Bd. 19.
   b) Ergänzungen zu meiner Abhandlung: Sperrvorrichtungen im Tierreich. Biolog. Centralblatt 1900, Bd. 20.
   c) Das Schnellen der Springkäfer (*Elateriden*) erläutert an einem springenden Modell. Biolog. Centralblatt 1914, Bd. 34.
3. Reuleaux, Lehrbuch der theoretischen Kinematik. Bd. 1 u. 2, 1875 u. 1900.
4. Stellwaag, Der Flugapparat der Lamellicornier. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1914, Bd. 108.

Ein Beitrag zur Helligkeits- und Farbenanpassung bei Fischen.

Von **O. Haempel und W. Kolmer.**
(Aus dem physiologischen Institut der k. k. Hochschule für Bodenkultur in Wien.)

Angeregt durch die zwischen v. Hess und v. Frisch schwebende Streitfrage über die Anpassung der Fische an die Farbe ihrer Umgebung, haben wir versucht an einem größeren Material von Fischen uns ein Urteil über diese Vorgänge zu bilden. Als Versuchstiere dienten uns, wie den beiden genannten Forschern, Pfrillen (*Phoxinus laevis* Ag.) und außerdem Koppen (*Cottus gobio* L.), an welch letz-

teren Fischen uns ein besonders rascher Wechsel ihres Aussehens aufgefallen war. Die Koppen gewähren ein besonders günstiges Untersuchungsmaterial auch schon deshalb, weil ihr auffallendes Phlegma, das typischer Grundfische, ein genaues Beobachten an einer und derselben Stelle des Behälters und sogar ein photographisches Aufnehmen im Zimmer ohne besonders gute Belichtungsverhältnisse gestattet. Während die von uns beobachteten Koppen sämtlich aus niederösterreichischen Bächen stammten, bezogen wir das Pfrillenmaterial teils aus Niederösterreich, teils aus dem Isar- und Würmgebiet, dem wohl auch die von Münchner Forschern verwendeten Tiere entstammen. Alle Tiere waren längere Zeit, bevor mit ihnen Versuche angestellt wurden, in den Aquarien des Instituts unter reichlichem Wasserdurchfluss im Dunkeln gehalten und gefüttert worden. (Tendispeslarven und Tubifex). Die Versuche wurden in viereckigen Glasgefäßen (pneumatischen Wannen $20\times12\times13$ cm) vorgenommen und für Erneuerung des Wassers dabei gesorgt.

1. Helligkeitsversuche.

Bei den Pfrillen erzielten wir Resultate, die sich mit den von v. Frisch ausführlich publizierten im großen und ganzen vollständig decken. Auch in bezug auf die Wirkung einer Blendung der Tiere erhielten wir einen konformen Erfolg, das heißt, es trat, nachdem die Augen zerstört waren, nach kurzer Zeit (45 Minuten) starke Verdunkelung der Tiere am ganzen Körper auf, die nach einigen Wochen dann der Aufhellung Platz machte. Einseitige Blendung blieb ohne merkbaren Effekt. Wurden an den Koppen dieselben Blendungsversuche ausgeführt, so zeigte sich, dass die Vorgänge noch bei weitem auffallendere waren. Wurden normale Koppen aus dem Dunkeln ins helle diffuse Tageslicht gebracht, so zeigten die anfangs fast kohlschwarzen Tiere, die keinerlei Zeichnung erkennen ließen, schon im Verlauf der ersten halben Minute, bei direktem Sonnenlicht noch schneller, eine so auffallende Zusammenballung ihres Pigmentes, dass die eigentümliche marmorierte Zeichnung der Tiere sofort deutlich zum Ausdruck kam. Es muss allerdings bemerkt werden, dass immer einzelne Individuen einen solchen Helligkeitswechsel dauernd vermissen lassen, während bei der großen Mehrzahl der Tiere die Erscheinung, man mag die Versuche so oft wiederholen als man will, immer eintritt. Bringt man Tiere, die sich im Lichte aufgehellt haben ins Dunkle, so nehmen sie wieder einen tiefdunklen Farbenton an; dieser Vorgang verläuft aber viel langsamer als die Aufhellung und braucht Stunden, um sein Extrem zu erreichen. Es sind dies Prozesse, welche mit dem zeitlichen Ablauf der Pigmentverlagerungen im Auge der Poikilothermen im Wesen gut übereinstimmen.

Wurden die Koppen durch Zerstörung des Bulbus mit einem glühenden Glasstab beiderseitig geblendet, trat Verdunkelung in mäßigem Grad nach einer Stunde ein, nach einer Nacht dauernde Aufhellung bei vollständiger Regsamkeit des Tieres und Nahrungsaufnahme. Einseitige Blendung ergab kurzdauernde Verdunkelung des Körpers nach ungefähr $^3/_4$ Stunden, dann aber wieder vollständige Aufhellung des Gesamtkörpers im Licht.

2. Versuche über farbige Beleuchtung.

a) Künstliche Beleuchtung.

Um möglichst intensives farbiges Licht eines engen Spektralbezirkes zu erhalten, stellten wir unsere Versuchsgefäße auf die optische Bank eines Zeißschen Projektionsapparates unter Einfügung von Farbfiltern (Lithionkarmin 0,4—1,6 $\mu\mu$ Wellenlänge und Pikrinsäure-Kupferazetat 0,9—2,25 $\mu\mu$ Wellenlänge) und konzentrierten die Strahlen der Lampe auf die Breite des Gefäßes mit Beleuchtungslinsen. Außerdem waren die Wannen noch an den übrigen Wänden mit den entsprechenden Nuancen der Hering'schen Farbpapiere umkleidet, so dass die gesamte Umgebung des Tieres für das menschliche Auge eine rein rote, bezw. gelbe Farbe aufwies, wobei die Helligkeit des Lichtes recht intensiv und konstant war. (Der Raum selbst war verdunkelt.) Wurden nach anderthalbstündigem Aufenthalt bei dieser roten Beleuchtung die Tiere mit normalen, im diffusen Tageslicht befindlichen Tieren auf grauem Grunde verglichen, so ergab sich bei Pfrillen sowie bei Koppen eine deutliche Dunkelfärbung des ganzen Körpers. Wurden bei der roten Beleuchtung die gleichfalls roten Tendipeslarven ins Gefäß geworfen, so konnte man sehen, dass die Pfrillen wohl auf einzelne Larven losschossen, aber beim Zuschnappen sie oft verfehlten. Erst bei längerer Dauer des Versuches gelang es den Fischen sie zu erbeuten, Koppen dagegen fanden unter den gleichen Umständen diese Nahrung sofort.

Wurden Pfrillen mit deutlich dunklem Rücken in die reingelbe Beleuchtung gebracht, so zeigten sie, mit anderen Tieren im diffusen Tageslicht verglichen, nach einer halben Stunde deutliche Aufhellung des Rückens im Sinne eines hellen Grau, ohne Auftreten eines besonders gelben Farbentones. Bei allen diesen, an Wiener Material angestellten Versuchen stellte sich niemals eine deutliche Veränderung im Sinne des Sichtbarwerdens der roten Chromatophoren, immer nur im Sinne eines Gelbgrauwerdens ein. Trotzdem zeigten einige dieser Fische beim Absterben deutliche Rotfärbung, so dass am Vorhandensein roter Chromatophoren bei ihnen nicht zu zweifeln war. Dieselben Versuche, mit Koppen durchgeführt, ergaben das nämliche Resultat: Dunkelfärbung im

roten Licht, Hellfärbung im gelben (der Farbton setzt sich bei diesen Tieren aus Schwarz und Gelb zusammen).

b) Wirkung eines farbigen Untergrundes.

Außer obigen Versuchen stellten wir auch solche mit einer der v. Frisch'schen möglichst ähnlichen Anordnung an, indem die am Fenster stehenden pneumatischen Wannen, in denen die Versuchstiere sich befanden, außer von der Seite des Lichteinfalles von allen Seiten mit den reinfarbigen Hering'schen Farbpapieren umgeben wurden. Als Farben wurden verwendet Zinnoberrot und Orange, ferner Blau komplementär zu Orange und das zu dem Rot komplementäre Grün. Vor der Versuchsanstellung wurden die Tiere 24 Stunden im Dunkeln gehalten und zu den Versuchen immer möglichst gleichartig gefärbte Tiere ausgewählt. Ohne dass wir hier im Detail auf den Verlauf unserer Versuche eingehen wollen, sei bemerkt, dass wir an den Pfrillen Wiener Provenienz auf Gelb und Rot eine Aufhellung und deutliche Gelbfärbung erhielten, dagegen niemals auch nur eine Andeutung von Rotfärbung, auch nicht, wenn an denselben Tieren der Versuch mehrere Tage hintereinander wiederholt wurde, wie v. Frisch angibt. Da dieses Resultat zum Teil mit den Angaben v. Frisch's in Widerspruch stand, ließen wir uns bayerische Pfrillen — sie stammten aus dem Würmgebiet — kommen, um mit dem Münchner Material die Versuche v. Frisch's zu wiederholen. Wie ein Auszug aus unseren Protokollen zeigt, verhielten sich tatsächlich nun diese Tiere in ganz anderer Weise, indem hier auf dem roten und gelben Grund sehr häufig eine höchst auffallende Rotfärbung der Mund-, Bauch- und Flossenregion eintrat, die dann dauernd anhielt. Es muss erwähnt werden, dass es sich durchwegs um jüngere Exemplare von ca. 5 cm Länge handelt.

A. **Versuche mit Pfrillen.**

I. / I.a } M. (Münchner Fische.)
II. / II.a } W. (Wiener Fische.)

In jeder pneum. Wanne 2 Tiere.

Beginn des Versuches:	Abbruch des Versuches:
2. I. 1914, 10 Uhr Vm.	3. I. 1914, 10 Uhr Vm.
I. } gelb. II. }	I.: Rücken deutlich gelb, Bauch an den Wurzeln der Bauch-, Brust- und Afterflossen rot, desgl. an der Kehle und am Mundrand. II.: unverändert.
I.a: grau	I.a: unverändert.
II.a: weiß	II.a: unverändert.

3. I. 1914, 11 Uhr Vm. dieselben Tiere:

I.a, II.a: gelb.

I., II.: weiß.

4. I. 1914, 10 Uhr Vm.

I.a: Rücken gelb, Flossenwurzeln blutrot.

II.a: etwas gelblich, sonst unverändert.

I.: Rotfärbung stark abgeblasst, Gelbfärbung fast ganz verschwunden.

II.: unverändert.

4. I. 1914, $^1/_2$11 Uhr. Vm. die gleichen Tiere:

I., II.: Von I. ein Exemplar rot. schon nach 20 Min. rot.

I.a, II.a: blau.

5. I. 1914, 11 Uhr Vm.

I.: Beide Fische an den genannten Stellen stark rot.

II.: unverändert.

I.a: Rotfärbung bedeutend reduziert.

II.a: Gelbfärbung ganz geschwunden, der Fisch hat normales Aussehen.

5. I. 1914, 11 Uhr Vm. die gleichen Fische:

I., II.a: grün.

I., II.a: rot.

6. I. 1914, 11 Uhr Vm.

I., II.a: Alle 4 Fische normales Aussehen.

I.a: Ein Fisch gelb und rot. Ein Fisch gelb, blassrötlich.

II.: unverändert.

Die Fische kommen über Nacht alle, nach ihrer Provenienz getrennt, in zwei vollständig verdunkelte Aquarien.

B. 7. I. 1914, 10 Uhr Vm. 3 Pfrillen (M.):

I.: schwarz.

II. blau, III. gelb: nach 2 Stunden rot gefärbt.

8. I. 1914, $^1/_2$10 Uhr Vm.

I.: Rücken dunkel pigmentiert.

II.: Rücken hell, Bauch rot, aber nicht gelb.

III.: Rücken deutlich gelb gefärbt, Bauch rötlich.

8. I. 1914, 11 Uhr Vm. die gleichen Tiere:

I.: blau.

II., III.: schwarz.

9. I. 1914, 10 Uhr Vm.

I.: unverändert.

II., III.: ganz abgeblasst, fast normales Aussehen.

Beginn des Versuches:

9. I. 1914, 10 Uhr Vm. dieselben Fische:

I.: gelb.

II., III.: blau.

Abbruch des Versuches:

10. I. 1914, 9 Uhr 15 Vm.

I.: Rücken gelblich, sonst unverändert.

II.: Eine Spur rötlich.

III.: Farblos, Rücken dunkel.

C. 16. I. 1914. Neue Sendung von Münchner Pfrillen. Keine Spur von Rotfärbung. Es werden 4 Gruppen von je 4 gleichgefärbten Tieren sorgfältig ausgewählt und in 4 Glaswannen verteilt.

11 Uhr Vm.
I.: grau.
II.: schwarz.
III.: blau.
IV.: gelb.

3 Uhr Nm.
Sämtliche auf gelb gesetzte Exemplare gelber als auf blau, auf schwarz dunkle Färbung des Rückens.
Rotfärbung fehlt durchwegs.

17. I. 1914, 10 Uhr Vm.
I.: unverändert.
II.: Rücken dunkelschwarz.
III.: monoton gefärbt.
IV.: 3 Fische deutlich gelb, 1 Exemplar weniger. Rotfärbung fehlt vollkommen.

17. I. 1914. Andere Fische. Gruppen von je 3 Exemplaren.
11 Uhr Vm.
I.: grau.
II.: schwarz.
III.: grün.
IV.: rot.

18. I. 1914, 10 Uhr Vm.
I.: 2 Exemplare heller, 1 Exemplar dunkler, grauschwarz, Bauch farblos.
II.: 2 Tiere dunkelgrau, 1 Exemplar fast schwarz } Bauch farblos.
III.: unverändert, Bauch farblos.
IV.: 2 Tiere Rücken gelb, 1 Exemplar dunkel mit gelbem Stich, bei diesem eine Spur Rötung an den Flossenwurzeln.

18. I. 1914, 12 Uhr M. dieselben Fische:
I.: grün.
II.: gelb.
III.: blau.
IV.: rot.
V.: rot (3 Exemplare erster Münchner Provenienz, farblos weißer Bauch.)

19. I. 1914, 10 Uhr Vm.
I.: Alle Exemplare unverändert.
II.: Rücken bei sämtlichen Fischen deutlich gelb. Rot fehlt.
III.: Alle Tiere dunklen Rücken.
IV.: Alle 3 Tiere deutlich gelb. Rot fehlt.
V.: 2 Exemplare gelblich und rot. 1 Tier gelb.

19. I. 1914, 10 Uhr Vm.
II. rot, III. gelb } je zwei Wiener Pfrillen 1 Woche im Dunkeln gehalten.
IV.: rot. (Die gleichen Tiere vom vor. Versuch IV.)
V.: schwarz. (Tiere vom vor. Versuche V.)

20. I. 1914, 10 Uhr Vm.
II.: 1 Tier ganz hellgelb, 1 Tier schwarzgelb gefleckt } keine Rötung.
III.: Beide Tiere stark gelb, 1 Exemplar mit rötlichem Bauch und Maul.
IV.: Alle Exemplare gelblich, kein rot.
V.: Tiere farblos.

Wie aus vorstehendem Protokoll hervorgeht, wurden die Versuche in verschiedenen Serien angestellt. Eine Serie bestand aus Wiener und Münchner Fischen. Man kann in diesen Versuchen sich überzeugen, dass ausschließlich die Münchner Fische eine deutliche Reaktion, Gelbfärbung, besonders aber Rotfärbung zeigten. Die Tiere Wiener Provenienz ließen wohl auch einen Stich ins Gelbe bemerken, ohne aber unter den gleichen Bedingungen soviel an Schwarzfärbung einzubüßen, dass der Rücken wie bei den anderen vollkommen hellgelb geworden wäre, wenn man, wie es immer geschah, die Tiere nebeneinander auf grauem Grunde verglich. Eine Rotfärbung beobachteten wir bei diesen Tieren überhaupt nicht. Im Gegensatz zu dem Berichte von v. Hess konnten wir eine Rotfärbung auch bei den bestreagierenden Tieren auf schwarzem Untergrunde in keinem Falle beobachten, es trat vielmehr, auch wenn die Tiere vorher auf rotem Grunde deutliche Rotfärbung gezeigt hatten, immer ein Abblassen der Rotfarbe und Dunkelfärbung auf. Bei der dritten Versuchsserie wurden ebenfalls Pfrillen Münchner Provenienz, aber diesmal aus der Isar stammend, verwendet. Hier trat gleichfalls eine deutliche Rotfärbung niemals ein, konstant aber auf rotem und gelbem Untergrund eine deutliche Gelbfärbung, auf andersfarbigem sowie grauem Grunde niemals so deutlich.

v. Hess bemerkt in der Erörterung seiner Versuche, dass seine Versuchstiere sehr oft auch auf schwarzem Grunde ohne nachweisbaren Anlass Rotfärbung zeigten und erklärt dieses Verhalten durch eine Art psychische Reizung. Da es bekannt ist, dass ein Reagieren auf die verschiedensten Reize mit Bewegungseffekten bei Fischen wie bei den anderen Wirbeltieren durch kleine Gaben von Strychnin enorm gesteigert wird, so wäre es möglich gewesen, dass auch das Auftreten einer solchen spontanen, das heißt wohl reflektorisch ausgelösten Rotfärbung bei strychninisierten Pfrillen häufiger eintreten würde, als bei anderen. Diesbezügliche Versuche an Münchner wie an Wiener Pfrillen angestellt, ergaben, dass auf nicht rotem oder gelbem Grund unter der Einwirkung geringer Strychnindosen, das heißt Dosen, die eben ein Zusammenzucken der Fische bei leichtem Beklopfen des Tisches auslösen, Rotfärbung sich nicht beobachten ließ. Auch bei stärkeren Vergiftungen, die zu Erbrechen der Ingesta und nach Tagesfrist zum Tod führten, trat in keinem Falle eine wahrnehmbare Rotfärbung auf. Es ist demnach anzunehmen, dass der hier in Betracht kommende Reflexvorgang nicht durch Strychnin gesteigert werden kann.

Versuche darüber, ob etwa der zu vermutende Reflexvorgang der von sympathischen Elementen abhängigen Chromatophoren durch Pilocarpin zu beeinflussen wäre, ergaben, dass dieses Al-

kaloid im Sinne einer Rotfärbung auch im Dunkeln auf alle Tiere wirkt.

Fassen wir das Ergebnis unserer Versuche an den Pfrillen zusammen, so glauben wir nicht, dass wir aus ihnen definitiv über den Grad der Unterscheidung der Farben durch die Fische urteilen können. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass eine Gruppe unseres Versuchsmaterials auf gelbem und rotem Untergrund nicht nur durch Hellfärbung, sondern auch durch deutliche Gelb- und Rotfärbung mit genügender Konstanz reagierte, während dieselben Exemplare ein solches Verhalten auf anders gefärbtem Grunde (grau oder andersfarbig) gar nicht zeigten. Auch bei den übrigen Versuchstieren konnten wir eine Gelbfärbung auf gelbem und rotem Grund konstatieren, eine Rotfärbung dagegen nicht regelmäßig. Da die gutreagierenden Tiere sämtlich aus der Würm stammten, welches Gewässer roten Untergrund hat, so darf man vielleicht annehmen, dass bei diesen Tieren eine gewisse Übung und Anpassung des Stammes an seine Umgebung mitspielt, die den anderen Tieren, die aus der Isar- und dem Donaugebiet stammten, fehlte, Es wird daher bei ähnlichen Versuchen in Zukunft wichtig sein die Provenienz des Versuchsmaterials genau zu berücksichtigen.

Denn auch die neuesten Publikationen über unseren Gegenstand, die von v. Frisch einerseits, andererseits von v. Hess und neuerdings von Freytag stammen, lassen den Stand der Frage noch nicht deutlich erkennen. Während v. Frisch nunmehr betont, dass die Pfrillen nur Rot und Gelb nicht mit Sicherheit zu unterscheiden wissen, stellt sich Freytag ganz auf die Seite von v. Hess, der die Fische mit den Avertebraten in einer gemeinsamen Gruppe den Vertebraten gegenüberstellt, und für die erste Gruppe nur die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden, aber nicht von Farbenunterschieden gelten lässt. Gegenüber einer solchen Auffassung muss es Bedenken erregen, dass F. W. Fröhlich in ausführlichen Untersuchungen über das Kephalopodenauge wenigstens bei diesen Wirbellosen, dessen Netzhaut ja nur Stäbchen besitzt, mit Sicherheit eine verschiedene Reaktion auf die einzelnen Bezirke des Spektrums nachgewiesen hat.

Es sei erwähnt, dass wir auch mit Koppen unter den gleichen Bedingungen einige Versuche über Farbenempfindlichkeit anstellten, dass aber diese Tiere immer nur auf den Helligkeitsunterschied durch Ausbreitung oder Konzentration des schwarzen Pigments reagierten, also für die Frage nach der Farbenunterscheidung keinerlei Aufschluss gewährten. Dieses Verhalten steht möglicherweise mit der von der Pfrille als Oberflächenfisch abweichenden Lebensweise des Koppen in Beziehung, der als Grundfisch meist unter Steinen versteckt, sowohl seinen Beutetieren als auch seinen Feinden verborgen bleibt.

Literatur.

Freytag, G., Lichtuntersuchungen bei Tieren. Archiv für vergl. Ophthalm. Bd. 4, H. 1, 1914.

v. Frisch, K., Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflüger's Archiv Bd. 138, 1911.

— Über den Farbensinn der Fische. Verh. der d. zoolog. Gesellschaft, 1911.

— Über farbige Anpassung bei Fischen. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. allgem. Zoologie, Bd. 32, H. 2, 1912.

— Sind die Fische farbenblind? Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. allgem. Zoologie, Bd. 33, Heft 1, 1912.

— Über die Farbenanpassung des *Crenilabrus*. Zoolog. Jahrbücher, ebenda Bd. 33, 1912.

— Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Ebenda Bd. 34, H. 1, 1913.

Fröhlich, F. W., Vergleichende Untersuchungen über den Licht- und Farbensinn. Deutsche mediz. Wochenschr. 1913.

— Beiträge zur allgem. Physiologie der Sinnesorgane. Zeitschr. f. Sinnesphys., Bd. 48, 1913.

v. Hess, K., Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Archiv f. Augenh., Bd. 64 Ergh. 1909.

— Über den angeblichen Farbensinn bei Fischen. Pflüger's Archiv 134, 1910.

— Experimentelle Untersuchungen zur vergl. Physiologie, ebenda 142, 1911.

— Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen vom Farbensinn bei Fischen. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. allgem. Zoologie, Bd. 31, 1912.

— Neue Untersuchungen zur vergl. Physiologie des Gesichtssinnes. Ebenda Bd. 33, 1913.

Ricerche sugli adattamenti alla vita planctonica[1])

(I Gobidi planctonici).

Brunelli, G. e Atella, E.

(Mit 7 Figuren.)

Gli adattamenti alla vita planctonica costituiscono uno dei fatti più interessanti per il biologo: Sono soprattutto i fenomeni di convergenza che appariscono nella loro complessità ed evidenza, come ci hanno fatto conoscere in particolare Chun e Giard.

Per quanto si riferisce ai Teleostei gli adattamenti delle uova e delle larve alla vita pelagica sono ben conosciuti; meno studiato è l'adattamento degli individui adulti di alcune specie alla vita pelagica semi-attiva. E' vero che alcuni autori hanno ritenuto alcuni Teleostei adulti, e precisamente alcuni Signatidi, adattati al plancton (tipo aculeiforme di vertebrati planctonici secondo Abel)[2]); ma

1) La direzione del presente lavoro devesi ad uno di noi (Brunelli), il quale ha già sostenuto che alcuni Gobidi adulti siano adattati alla vita planctonica: Brunelli, G., Ricerche sugli adattamenti alla vita planctonica. Comunicazione preliminare. Boll. Bim. del R. Comitato talassografico italiano. Nr. 22. 1913.

2) Abel, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. 1912.

Lüther[3]) ha combattuto questa idea in base a dati etologici (mimetismo difensivo dei Signatidi).

Qui bisogna notare dal punto di vista biologico che gli adattamenti che presentano gli organismi pelagici attivi e quelli passivi, o planctonici propriamente detti, presentano diversi gradi di passaggio, come Gourret[4]) esponeva alcuni anni addietro.

Alcune forme di Gobidi, come l'*Aphia meridionalis*, conservano adulte una facies larvale, esse mostrano, come è particolarmente visibile nel *Crystallogobius*, un complesso di caratteri per i quali debbonsi riguardare come Teleostei adulti adattati alla vita planctonica (Brunelli). Ora questo fatto non è stato studiato nei suoi particolari e neppure menzionato nelle più recenti opere di biologia marina, a proposito degli adattamenti alla vita planctonica[5]).

E' vero che Ehrenbaum[6]) nella sua opera sulle larve dei pesci del mare del Nord annovera l'*Aphia* ed il *Crystallogobius* anche adulti come quelli che naturalmente si riscontrano nelle pescate planctoniche, ma egli descrivendo i caratteri dei suddetti pesci non fa alcuna considerazione. Vedremo invece che i Gobidi planctonici mostrano un complesso di caratteri regressivi in rapporto alla loro vita. Le dimensioni del corpo hanno anche certamento una importanza in questo adattamento: *Aphia*, *Crystallogobius* sono pesci di piccolo dimensioni rispetto alla maggior parte dei Gobidi e sono anzi tra i più piccolo vertebrati (Figg. 1—2). Si può conseguentemente supporre che altri piccoli Teleostei presentino per convergenza uns imile adattamento e sarà interessante studiarlo.

E' noto[7]) che l'*Aphia meridionalis* e il *Crystallogobius* vivono un solo anno (caso unico pei vertebrati); la loro vita dura appunto quanto è sufficiente per la maturità sessuale. Vi sarebbe qui da estendere un' idea di Giard[8]) sulla convergenza tra vita pelagica

3) Lüther, A., „Stellt der aculeiforme Anpassungstypus (Abel) eine Anpassung an die planktonische Lebensweise dar?" Int. Rev. d. Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, V. Bd. 1912.

4) Gourret, P., Consideration sur la faune pélagique du Golfe de Marseille, suivies d'un étude anatomique et zoologique de la Spadella Marioni, espèce nouvelle de l'ordre des Choetognates (Leuckart). „Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille", T. II, M. 2; 1884.

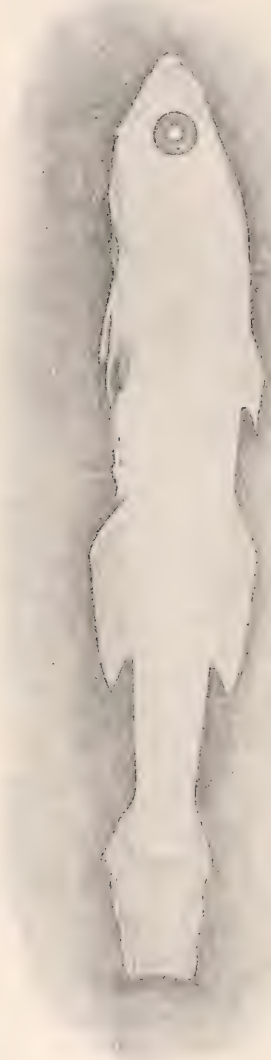
5) Solo incidentalmente Franz menziona a proposito del genere affine *Crystallogobius* la riduzione del cervelletto, ciò che in rapporto alla funzione statica testimonia un adattamento alla vita planctonica. Franz, V., Über das Kleinhirn und die statische Funktion bei den planktonischen Fischlarven. Verhandlungen d. VIII. Internat. Zool. Kongr. zu Graz. Jena, Fischer, 1912.

6) Ehrenbaum, E., Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton, 4. Lieferung. 1909.

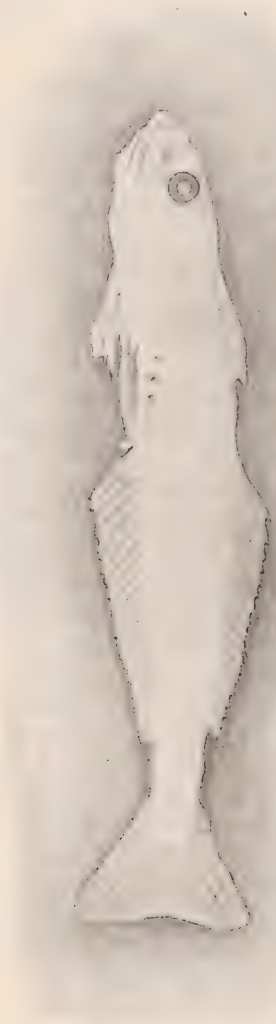
7) Collett, R., On *Latrunculus* and *Crystallogobius* two remarkable Forms of Gobioid Fish. Proceedings of the Zoological Society of London, 1878.

8) Giard e Barrois, Note sur un Choetosoma et une Sagitta. „Revue des Sciences naturelles", t. III, 1875.

e parassitismo. In ogni modo si mostra interessante per un biologo studiare l' organizzazione di questi vertebrati annuali, essendo noto



Aphia meridionalis. Fig. 1.
2 volte $^3/_4$ grand nat.



Crystallogobius Nilsonii. Fig. 2.
2 volte $^1/_2$ grand nat.

che il problema della durata della vita interessa la biologia moderna. E' inutile ricordare la celebre memoria di Weismann[9]) sulla

9) Weismann, A., Über die Dauer des Lebens. 1881.

durata della vita, in cui quest' insigne evoluzionista ha cercato una spiegazione naturale di questo fenomeno, e i geniali scritti di Metchnikoff nei quali egli stimola i biologi ad indagare, anche dal punto di vista anatomico, i fatti della organizzazione, in rapporto alla durata della vita dei diversi organismi.

Uno studio completo di questo argomento nel nostro caso implica una comparazione tra questi Gobidi e gli altri comuni non adattati al plancton. E' noto infatti che i Gobidi tipici sono pesci che vivono sul fondo presso le coste, così adattati anzi a questo ambiente da avere acquistato una tipica conformazione delle pinne ventrali. Così per esempio si spiega come questo carattere tenda a scomparire nella *Aphia* e nel *Crystallogobius*[10]). Evidentemente le pinne ventrali così conformate non avendo più alcuna importanza tendono a sparire, ciò che in verità si verifica nella femmina del *Crystallogobius*, come Collett aveva descritto, senza darne una spiegazione. Se nel maschio del *Crystallogobius* rimangono le pinne ventrali può supporsi che queste abbiano una qualche importanza per la vita temporaneamente tubicola in rapporto agli istinti sessuali, per esempio quello della protezione delle uova. Raffaele[11]) infatti avrebbe trovato che i maschi del *Crystallogobius* come in altri Gobidi custodiscono la prole nei tubi di alcuni vermi.

Mentre le pinne sono ridotte, invece la vescica natatoria nell' *Aphia* e nel *Crystallogobius* è sviluppata contrariamente a ciò che si verifica negli altri Gobidi adulti ed evidentemente in rapporto colla vita pelagica.

Tra i carattari esterni che rivelano un adattamento alla vita planctonica devesi porre la posizione degli occhi, la trasparenza del corpo, la caducità delle squame ecc.

In complesso tutta l'organizzazione mostra caratteri regressivi in rapporto alla involuzione della motilità. Vi è una involuzione dello scheletro con riduzione della sostanza osteoide[12]) nel cranio, esilità della colonna vertebrale, e alla riduzione dello scheletro si accompagna come vedremo quella della muscolatura.

Franz, come abbiamo detto, ha già accennato alla riduzione nel *Crystallogobius* del cervelletto. Questa riduzione riscontrasi anche nell' *Aphia* (Atella). A proposito della involuzione della motilità

10) Il Vinciguerra ha richiamato la mia attenzione sul fatto che anche nel genere *Lebetus* di Winther le pinne ventrali sono separate. Questo fatto rappresenta certamente una condizioni primitiva rispetto a ciò che si verifica nella pluralità dei Gobidi. Ignoro i costumi del *Lebetus*. Nei Gobidi planctonici l'essere le pinne ventrali separate apparisce in verità come un arresto di sviluppo, in relazione cogli altri caratteri di adattamento alla vita planctonica (Brunelli).

11) Raffaele Fed., Uova di Scombresox, di Exocoetus e di Crystallogobius. Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 8. 1895.

12) Nei Gobidi planktonici abbiamo riscontrato come nel genere *Gobius* un tipo di tessuto osseo senza cellule ossee, seconde la distinzione di Kölliker.

e della funzione statica discuteremo in particolare della muscolatura, e delle otoliti e di altri presunti organi del sesto senso. Intanto ci domandiamo: le otoliti come organo di senso statico hanno o no un'importanza per la vita planctonica? Non crediamo che le idee dei biologi in proposito siano molto chiare, tanto che Joubin[13]) a proposito del plancton discute l'importanza dell'organo statico in rapporto alle condizioni della vita pelagica. E dall'essere le otoliti bene sviluppate nelle larve dei Teleostei, per esempio nelle stesse larve dei Gobidi, non può trarsi alcuna conclusione, essendo probabilmente un fenomeno di ontogenia che nulla ha a che vedere con l'ambiente. Solo lo studio di Teleostei adulti adattati alla vita planctonica poteva gettare luce su questo punto, se le otoliti abbiano o no importanza in rapporto alla vita planctonica, ciò che si collega al complicato problema della funzione statica. Già nell' *Aphia* le otoliti sono ridotte rispetto agli altri Gobi (Brunelli), tenendo conto anche delle dimensioni. E' vero che le otoliti subiscono un accrescimento annuo, ma questo non è sufficiente a spiegare tale differenza. La cosa diventa bene evidente nel *Crystallogobius*, dove l'otolite scomparisce (Atella). Del resto è importante la connessione, che il fisiologo capirà facilmente, tra involuzione del cervelletto ed involuzione dell'organo statico. Come ha dimostrato Delage, in alcuni crostacei i disturbi dell' orientazione non si producono che dopo la perdita degli occhi e delle otoliti. D'altra parte Lyon ha dimostrato che nei Pleuronettidi l'asportazioni delle otoliti lascia assolutamente intatte le reazioni geotropiche degli occhi[14]). Noi crediamo che nei Gobidi planctonici la riduzione delle otoliti, sia in rapporto con la riduzione della motilità. Bellissimo per un etologo è il paragone col *Typhlogobius californiensis*, che vive nelle caverne senza luce, e in cui naturalmente la motilità è sviluppata, poichè esso ha le otoliti sviluppate, mentre vivendo in ambiente privo di luce è cieco, al contrario i Gobidi planctonici hanno occhi sviluppati ed otoliti ridotte. Vi sarebbe da discutere per esempio se per il fatto che alcune meduse posseggono delle statoliti, queste abbiano una importanza per la vita planctonica, come ricorda Joubin; ma d'altra parte noi riteniamo con Hartmann[15]) che lo sviluppo della funzione statocistica, e la possibilità della sostituzione mediante uno e più organi di senso, sia molto variabile nei diversi animali (per esempio nelle stesse meduse). Noi riteniamo con Bonnier[16]) che l'organo statico serva alla orien-

13) Joubin, L., La vie dans les Oceans. Paris, Flammarion, 1912.

14) Intorno ai suddetti fatti si veda anche Loeb, J., La dynamique des phénomènes de la vie. Paris, Alcan, 1908.

15) Hartmann, F., Die Orientierung. Die Physiologie, Psychologie und Pathologie derselben auf biologischen und anatomischen Grundlagen. Leipzig, Vorl., 1902.

16) Bonnier, P., L'orientation. Scientia, Gauthier-Villars impr. 1900.

tazione subiettiva diretta, non solo per ciò che concerne la motilità, ma anche per l'equilibrio, però riteniamo che possa essere sostituito da altri organi come dice Hartmann.

Meritano qui di essere riportate alcune osservazioni del Carazzi, avendo questo autore studiato nei molluschi l'involuzione delle statoliti, dal punto di vista etologico (involuzione delle otoconie nei Lamellibranchi a vita fissa). L'A. rileva lo sviluppo delle statocisti nelle larve di Molluschi (veliger) e la loro grandezza nei giovani dei Cefalopodi, ma come nei Cefalopodi, è evidente che trattasi di uno sviluppo in relazione colla locomozione attiva, e l'A. stesso ci parla giustamente di „orientazione locomotrice" dopo aver accennato all'importanza nei pesci dell'organo statico „specialmente in rapporto coi movimenti locomotori". Le osservazioni del Carazzi d'altra parte ci mostrano che anche nei Molluschi vi può essere una involuzione delle otoliti in rapporto coll'ambiente e i costumi dell'animale[17]).

E' da discutersi se nei Gobidi planctonici vi sia anche una involuzione degli organi di senso cutaneo. Ciò è molto interessante, perchè l'oscurissimo significato di tali organi può essere illuminato solo dalla etologia[18]). Sarebbe importante dal punto di vista etologico studiare anche il *Typhlogobius* che presenta come si disse, un così diverso adattamento. I Gobidi, come si sa, presentano delle papille di senso sparse alla superficie del corpo (organi ciateiformi di Schulze-Beckerorgane), i quali organi anche per la loro funzione sono stati interpretati come diversi dai veri organi della linea laterale o neuromasti (Nervenhügel). Mentre questi s'interpretano come organi di senso statico che avrebbero importanza anche per avvertire i movimenti della massa d'acqua (Lee, Parker)[19]), ed in ogni modo sarebbero interpretati como organi del sesto senso, gli organi ciateiformi secondo alcuni autori sono piuttosto gustativi (organi del senso chimico di Schulze) come tra i più recenti autori ammette anche Herrick[20]) per quanto sia difficile discriminare se il senso tattile non c'entri affatto. In ogni modo, riguardo ai Gobidi planctonici, ricordiamo che mentre sul capo dell'*Aphia* detti organi sono ancora sviluppati, come descrisse già il Collett, nel

17) Carazzi, D., Contributo all'istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Contributo 3. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. 1902, Bd. 20.

18) Sanzo ha di recente mostrato il valore sistematico della distribuzione degli organi ciateiformi nei Gobidi, Sanzo, L., Distribuzione delle papille cutanee (organi ciateiformi) e suo valore sistematico nei Gobi. Mitt Zool. St. Neapel, 20. Bd. 1911. Si comprende che detta distribuzione nei generi può essere indagata anche dal punto di vista etologico.

19) Parker, G. H., Hearing and allied senses in Fishes. Bulletin of the United states Fish Commission Vol. XXII. 1902.

20) Herrick, C. I., The Organ and Sense of taste in Fishes. Bulletin of the United States Fish Commission Vol. XXII. 1902.

Crystallogobius invece essi hanno subìto una riduzione. Si comprende che nell' adattamento alla vita planctonica, ammesso anche che gli organi ciateiformi siano in rapporto con un senso chimico, la ricerca attiva del nutrimento perde forse d' importanza, e si comprende che gli organi di senso in rapporto alla medesima tendano a ridursi. Ciò che d' altra parte dovrebbe verificarsi in modo più manifesto se gli organi ciateiformi fossero in rapporto col sesto senso. Questo della riduzione di alcuni organi della vita di relazione è un altro caso dell' analogia che Giard genilamente indicò tra vita pelagica e parassitismo.

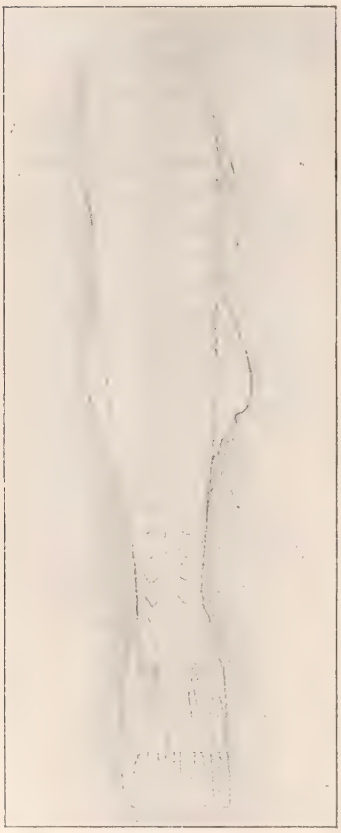


Fig. 3. 3/1

Quanto alla riduzione della motilità nei Gobidi planctonici con la quale è chiaramente in rapporto la riduzione dello scheletro e delle otoliti, non potrà negarla chiunque abbia visto queste forme.

Lasciamo andare il loro aspetto larvale e la loro trasparenza così tipica che il *Crystallogobius* da essa si denomina; lasciamo andare la riduzione delle pinne che porta di conseguenza la riduzione della musculatura, ci sembra importante notare il fatto che nell' *Aphia* e nel *Crystallogobius* la musculatura dorsale (tranne un accenno nell' *Aphia*) e ventrale non presentano (Brunelli) le due tipiche pieghe secondo la disposizione generalenei Teleostei adulti. Anche questo è naturalmente un carattere larvale, essendo proprio della maggior parte delle larve di Teleostei.

Deve naturalmente esistere un legame tra tutti questi caratteri che soltanto può spiegare l' adattamento alla vita planctonica. Non si può infatti supporre che il carattere ora accennato sia in rapporto colla piccola dimensione dei detti Gobidi, e in verità nel piccolo *Gobius Steindachneri* (Fig. 3) si presentano bene evidenti così la piega pleurodorsale che la pleuroventrale (Atella). Infine vogliamo accennare che nei Gobidi planctonici sembra esservi anche una involuzione di alcuni organi della vita vegetativa.

E' interessante ricordare a proposito dell' intestino, che Giard

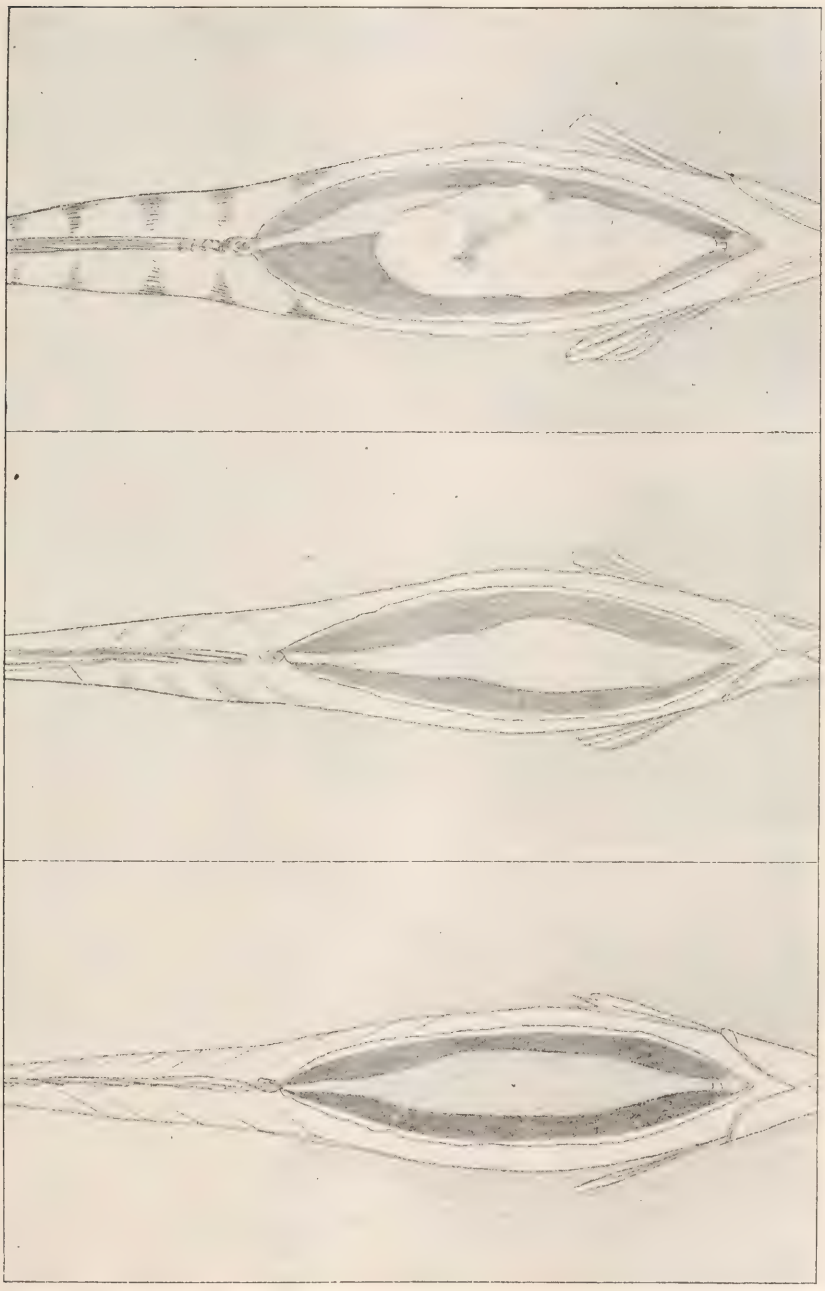


Fig. 4.

considerò il decorso rettilineo del medesimo come un carattere di adattamento alla vita planctonica[21]). E vero che nei Gobidi di solito l'intestino ha un decorso semplice, ma questo potrebbe essere un carattere preadattativo.

Senza volere annettere una soverchia importanza a questo reperto ricordiamo che nei Gobidi planctonici l'intestino non mostra (Atella) generalmente quella piega che invece è evidente in altri Gobi (*Gobius minutus*, *quadrimaculatus*). Ciò non è solo in rapporto colla dimensione del corpo, perchè una piega bene evidente esiste nel piccolo *Gobius Steindachnerii* (Fig. 4, a).

L'*Aphya meridionalis* e il *Crystallogobius Nilsonii*, che è la forma più tipicamente planctonica, presentano invece un intestino a decorso rettilineo (Fig. 4, b, c). Però l'*Aphia Ferreri* presenta una piega intestinale; ricordando ciò dimostriamo che la nostra esposizione di fatti è totalmente obiettiva. Si comprende d'altra parte che esistono, come par la scomparsa delle pinne, tutti i gradi intermedii nei diversi adattamenti dei Gobidi planctonici.

Ancora dovremmo aggiungere quale alto interesse ha il considerare il fatto che nei Gobidi planctonici si riscontrino certi caratteri di abito larvale, a proposito della controversia su la persistenza nell'*Aphia* e nel *Crystallogobius* del rene cefalico, come ammette Guitel[22]). Gli anatomici e lo stesso Guitel che hanno discusso questo fatto, pro e contro la persistenza del pronefro nei Teleostei adulti, non portano alcun argomento d'indole etologica, e non vogliamo dire su l'adattamento alla vita planctonica, ma neppure sulla brevità della vita (vita annuale) dell'*Aphia* e del *Crystallogobius*.

Dal negare come ammette Audigé[23]) la persistenza del pronefro funzionante in alcuni teleostei, all'ammetterla così generalizzata, come ritiene il Guitel, potrebbe esserci una via intermedia. Solo l'indagine anatomica-istologica che tenga conto dei dati etologici, potrà decidere questa controversia che qui abbiamo solo accennato per dimostrare allo studio di quanti fatti apra la via il concetto che esistano dei Gobidi planctonici, concetto che ha già dalla parte sua un complesso di fatti e di argomenti così notevoli. Il presente lavoro è stato eseguito nella R. Stazione di Piscicultura di Roma di cui ringraziamo il Direttore Prof. D. Vinciguerra.

21) Giard, A., Convergence des types par la vie pélagique. Revue de sciences naturelles t. III. 1875.

22) Guitel, Sur les reins des Aphya, Tripterygion et Clinus. Archives de Zoologie expérimentale et générale; Serie 5 tome V. 1910.

Idem Recherches sur l'anatomie des reins de quelque Gobiésocidés. Archives de Zoologie experimentale et generale. IVe série, tome V. 1906.

23) Audigé, Contribution à l'étude des reins des poissons Téléosteens. Archives de Zoologie expérimentale et générale; V serie tome IV. 1910.

Ludwig Seitz. Innere Sekretion und Schwangerschaft.

Leipzig 1913. Johann Ambrosius Barth. 256 Seiten, 6 Tafeln.

Der Versuch, die zahlreichen und verschiedenen Störungen, die während der Schwangerschaft am mütterlichen Körper sich nicht selten einstellen, und die man früher oft zusammenfassend als nervöse bezeichnete, auf Störungen in der Funktion der Drüsen mit innerer Sekretion zurückzuführen, hat mit der Zunahme der Erfahrungen über die Bedeutung dieser Drüsen immer mehr an Reiz gewonnen und so sehen wir heute eine ausführliche Monographie über die hier einschlägigen Beobachtungen und Vorstellungen vor uns, die auch mit zahlreichen eigenen Beobachtungen des Verfassers ausgestattet ist.

Wenn auch das zusammengetragene Material meist noch durchaus nicht eindeutig ist, so hat doch die hier versuchte Anbahnung einer Lösung eines Komplexes von Fragen der bisher auf anderem Wege sich nicht hat entwirren lassen, auch für den, der nicht speziell Gynäkologe ist, großes Interesse. Durch die Schwangerschaft wird eine Reihe von Wechselwirkungen innerhalb des Organismus beeinflusst und aus den Störungen, die sich bei diesem tiefgreifenden Einfluss in das vorher normale Zusammenwirken der Teile einstellen, können wir — wenn auch bis jetzt noch sehr unvollkommen — Schlüsse ziehen auf die normale Funktion der verschiedenen an dem Zustandekommen des normalen „gesunden" Ablaufs der Körperfunktion beteiligten Drüsen.

Seitz untersucht in seiner Zusammenstellung einmal die Stoffwechselprozesse und ihre Störungen in der Schwangerschaft. Bei dem Eiweißstoffwechsel zeigt sich eine fördernde (Thyreoidea, chromaffines Gewebe, Hypophyse, Ovarien) oder eine hemmende Einwirkung (Pankreas, Epithelkörperchen) durch die Drüsen mit innerer Sekretion. Die quantitative Verfolgung des Eiweißstoffwechsels beim Menschen zeigt in der zweiten Hälfte der Gravidität eine beträchtliche Stickstoffretention, der in den ersten Tagen nach der Geburt ein Stickstoffverlust folgt, welcher aber bald wieder aufhört. An den stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukten sind ebenfalls quantitative Abweichungen gegenüber Nichtschwangeren beobachtet worden, so ist das Ammoniak im Harn gewöhnlich leicht vermehrt, doch kann seine Menge durch Gabe von Alkalien herabgedrückt werden. Auch das Kreatin fand sich angeblich im Harn vermehrt, ferner die Menge der Aminosäuren, der Polypeptide. Dagegen soll der Harnstoff in etwas vermindeter Menge ausgeschieden werden.

Die Annahme, dass bei diesen Abweichungen die Leber beteiligt ist, ist bis jetzt Annahme geblieben. — Für das in seiner Ätiologie noch ungeklärte Krankheitsbild der Eklampsie hat man in neuerer Zeit eine Störung des Eiweißabbaues verantwortlich gemacht (ähnlich wie bei den anaphylaktischen Erscheinungen) und besonders durch Verbindungen, die Diaminosäuren enthalten, und durch Amine (z. B. Imidazolyläthylamin) zum Teil ähnliche Wir-

kungen erhalten können. Verwandt scheint der Fall bei der Deutung der Tetanie (s. u.) zu liegen, für die Biedl ähnlich wie beim Ergotismus (der Vergiftung durch Mutterkorn) ebenfalls Amine als Ursache annimmt. Auch darin, dass im Adrenalin (siehe unten!) dem Körper normalerweise ein Amin von sehr hoher Wirkung durch eigene Tätigkeit dauernd zur Verfügung steht, sehen wir eine Tatsache, welche einer solchen Auffassung von der Bedeutung der Amine und vielleicht auch anderer Eiweißspaltstücke nicht im Wege steht. Es wäre nach der neueren Auffassung nur eine mäßige, an sich wohl denkbare Verschiebung des Eiweißstoffwechsels während der Schwangerschaft die Ursache der verschiedenen eben genannten Störungen.

Endlich nenne ich hier noch den Befund von Abderhalden, der ein spezifisches Ferment, welches Eiweißkörper der Plazenta abbaut, im Serum Schwangerer regelmäßig auffand, und darauf ein Verfahren der Diagnose der Schwangerschaft aufbaute. Doch erlaubt dies nach Seitz eine einwandfreie Diagnose noch nicht. Auch eine Steigerung der antitryptischen Wirkung des Blutes ist bei Schwangerschbft (wie bei einer Reihe von schweren Erkrankungen, auch malignen Tumoren) beobachtet worden.

Auch beim Kohlenhydratstoffwechsel liegt ein Einfluss der Drüsen mit innerer Sekretion vor. Die Schilddrüse mobilisiert den Blutzucker, ebenso die Hypophyse und die Nebennieren; entgegengesetzt wirken das Pankreas und vielleicht auch die Epithelkörperchen und die Keimdrüsen. Ob während der Schwangerschaft die Assimilationsgrenze für Traubenzucker herabgesetzt ist, hat sich noch nicht sicher erweisen lassen. Für Fruktose scheint dies in geringem Maße der Fall zu sein. Der Zuckergehalt des Blutes scheint keine Änderung zu erfahren, nur während der Geburt ist er leicht erhöht. Eine Veränderung des Kohlehydratstoffwechsels bei der Eklampsie hat sich nicht auffinden lassen. Bei Diabetes mellitus ist die Fertilität stark herabgesetzt, doch kann noch Schwangerschaft eintreten, und dies bewirkt im allgemeinen eine Erschwerung dieser Krankheit und ist auch für das Kind von ungünstiger Wirkung. Rund die Hälfte dieser Kinder geht intrauterin zugrunde, ein weiterer Teil wird frühzeitig und schwach geboren.

Der Fettstoffwechsel scheint ebenfalls durch Drüsen mit innerer Sekretion beeinflusst zu werden, z. B. durch die Schilddrüse. Azeton wird bei Schwangeren verhältnismäßig häufig ausgeschieden in Mengen, die höher sind als beim Gesunden; besonders bei Kohlenhydratabstinenz oder Hunger tritt dies hervor und deutet darauf hin, dass der Organismus in der Schwangerschaft dem Abbau von Fettsäuren weniger gewachsen ist, so dass ein Teil nicht dem normalen Abbau verfällt, sondern als Azeton und dessen Vorstufen Azetessigsäure und β-Oxybuttersäure ausgeschieden wird. Der Fettgehalt des Blutes erfährt in der Schwangerschaft eine Zunahme. Dies gilt sowohl für die Glyzeride als für die Cholesterinester des Serums. Im Wochenbett sinkt bei stillenden Frauen

der Lipoidgehalt des Serums rasch ab (in etwa zwei Wochen auf normale Werte), bei Nichtstillenden langsamer. Die Befunde am Cholesterin scheinen mit der Funktion der Ovarien zusammenzuhängen. Der Ausfall der Keimdrüse (z. B. Kastration) vermehrt den Gehalt an Cholesterinester im Blut. Dieser würde demnach hier ein hemmender Einfluss zukommen. Als Ort der Bildung des Cholesterins soll in erster Linie die Rinde der Nebennieren in Betracht kommen, daneben aber noch andere Stellen. Nach Einigen soll der Cholesterinzunahme im Blut eine Beziehung zur Eklampsie zukommen, bis jetzt ist die Bedeutung des Cholesterins während der Schwangerschaft noch völlig dunkel. Während der Schwangerschaft ist noch ein zweites (lezithinartiges?) Lipoid im Blut vermehrt, welches die Lösung von roten Blutkörperchen (Hämolyse), die mit Kopragift vermischt sind, ermöglicht. Auch dieses Lipoid nimmt nach der Geburt rasch wieder ab, und es soll auch ihm eine Beziehung zur Eklampsie zukommen. Im Blut des Fötus scheinen diese Lipoide nicht vermehrt zu sein. Für den Fettgehalt des Körpers und die Fettsucht kommt den endokrinen Drüsen große Bedeutung zu. Reichliche Zufuhr von Schilddrüsensubstanz bewirkt einen Fettverlust, Kastration und Funktionsstillstand der Ovarien führt häufig zu Fettansatz (confer die Ergebnisse der Tierzüchter!).

Auf den Mineralstoffwechsel üben von Drüsen mit innerer Sekretion einen Einfluss: die Schilddrüse, Thymus, Hypophyse, Epithelkörperchen (diese fördert auf das Knochenwachstum), ferner (hemmend) die Ovarien. Die wenigen Beobachtungen an Schwangeren haben ergeben, dass Kalzium, Magnesium und Phosphorsäure in vermehrter Menge festgehalten werden, so dass nicht nur der Bedarf für Fötus und Plazenta gedeckt wird, sondern auch für die Mutter noch ein Überschuss für den Ansatz bleibt (Verbreiterung an der Symphyse u. a.). Auch die im Blut zirkulierende Menge von Kalzium scheint etwas größer zu sein als bei Nichtschwangeren. Eine Verarmung des Skelettes an Kalk während der Schwangerschaft hat sich nicht nachweisen lassen.

Die Knochenablagerung an der Symphyse hat man mit der in der Schwangerschaft eintretenden Hypertrophie der Hypophyse in Zusammenhang zu bringen zu dürfen geglaubt. Den Kalkgehalt des Blutes sah man abnehmen nach Exstirpation der Epithelkörperchen.

An zweiter Stelle hat L. Seitz die einzelnen Drüsen mit innerer Sekretion und ihre Erkrankung mit ihren Beziehungen zur Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett dargestellt. Die erste Stelle und den Hauptraum nimmt hier die

1. Schilddrüse ein. Über die Wirkungen dieser Drüse sind, besonders was die pathologische Seite betrifft, seit langem zahlreiche Beobachtungen gemacht worden, und auch Seitz bringt eine große Zahl von Krankengeschichten hierfür bei. Leider ist die normale Wirkung der Schilddrüse noch verhältnismäßig wenig

klargelegt und so ist über die Wirkung der Gravidität auf sie auch noch wenig sicheres, das über die anatomischen Befunde hinausginge, an den Tag gebracht.

Bei Athyreosis bezw. Hypothyreosis des wachsenden Organismus beobachtet man bekanntlich Verminderung des Knochenwachstums, Hypoplasie der Genitalien, Veränderungen der Hypophyse (Vergrößerung und Degeneration) und psychische Minderwertigkeit. Die Erscheinungen des Myxoedems und des Kretinismus sind ebenfalls auf eine Hypofunktion der Schilddrüse zu beziehen. Beim Erwachsenen kennt man nach vollständiger Exstirpation der Schilddrüse die Kachexia thyreopriva mit ihren Störungen des Nervensystems, Hautveränderungen, Störungen der Menstruation u. a. Beim Tier fand man eine Stoffwechselherabsetzung (für Eiweiß, Fett, Salze) Änderung der Zusammensetzung des Blutes und Hypertrophie der Hypophyse.

Bei Hyperthyreosis (bezw. reichlicher Zufuhr der Drüse durch den Verdauungskanal) tritt umgekehrt eine Steigerung des Stoffumsatzes (Eiweiß, Fett) ein, und eine Steigerung der nervösen Reaktionsfähigkeit — von wirksamen Stoffen kennt man bis jetzt das Jodthyreoglobulin.

Bei der Schwangerschaft beobachtet man an der normalen Schilddrüse gewöhnlich eine Hypertrophie und Hyperplasie, die sich meist im Spätwochenbett wieder zurückbildet. Ähnliches beobachtet man um die Zeit der Pubertät und während der Menstruation sowie während der Brunst der Tiere. Die Ursache der Schwangerschaftshypertrophie hat man in Stoffen von Fötus oder Plazenta vermutet, auch an eine Beteiligung der Ovarien ist zu denken. Doch kommt es auch nach Exstirpation der Ovarien zu einer Schilddrüsenhypertrophie. Die physiologische Bedeutung der Schwangerschaftshypertrophie ist noch nicht bekannt. Die Vermutung, dass das Auftreten der Eklampsie mit dem Ausbleiben der Hypertrophie zusammenhängt, ist sehr wenig gestützt, ebenso die Annahme eines thyreogenen Ursprungs des übermäßigen Erbrechens (Hyperemesis gravidarum) und der Puerperalpsychosen.

Eine wichtige Frage ist, welche Veränderungen treten ein, wenn die Schilddrüse schon bei Beginn der Schwangerschaft krankhaft verändert war. Es sind mehrere derartige Zustände bekannt. Von Hypothyreosen kennt man Myxoedem, Kachexia thyreopriva und Kretinismus. In allen dreien ist die Genitalfunktion herabgesetzt und Schwangerschaft nicht häufig. In der Regel bewirkt sie Verschlimmerung der Symptome, so z. B. bei Myxoedem, Thyreoektomie (in diesem Fall wurde im Tierversuch bei den Jungen häufig eine starke Vergrößerung der Schilddrüse gefunden).

Als Hyperthyreose hat sich immer deutlicher die Basedowsche Krankheit erwiesen, eine Krankheit, die bei Frauen etwa fünfmal häufiger ist als bei Männern. Der Symptomenkomplex ist ein außerordentlich wechselnder, er reicht von Formen mit nervös-

psychischen Störungen bis zu solchen mit vorwiegender Beteiligung des Ernährungs- und Verdauungsapparates. Eine Lymphozytenvermehrung im Blut ist dabei festgestellt worden, aber sie kommt auch bei anderen innersekretorischen Störungen vor und man hat vermutet, sie sei auf die Thymusdrüse zurückzuführen.

Auch pathologisch-anatomisch ist der Befund nicht einheitlich: Sehr häufig (doch nicht stets) findet man Herde lymphatischen Gewebes, dann ist häufig eine Polymorphie des Follikelepithels beobachtet worden. Oft sind noch andere innersekretorische Drüsen mit ergriffen. Von solchen ist zuerst die Thymus zu nennen und ihre Mitwirkung scheint die Erkrankung besonders gefährlich zu machen. Sodann die Keimdrüsen. Die Tätigkeit von diesen ist zwar oft nicht gestört, doch beobachtet man häufig Verminderung der Menstruation, ja Amenorrhoe. Die Fruchtbarkeit thyreotischer Frauen ist im allgemeinen etwas herabgesetzt. Im ganzen sieht man eine sehr verschiedene Beeinflussung der Genitalfunktion durch die Hyperthyreosis. Endlich 3. ist das chromaffine System häufig in Mitleidenschaft gezogen. Zeichen erhöhter Sympaticusreizung treten auf, z. B. die Vortreibung des Augapfels, die Beschleunigung des Herzschlags (Reizung des Nervus accelerans), Glycosurie (Adrenalin), leichte nervöse Erregbarkeit u. a.

Bei dieser Erscheinung ist die — durch Versuche gestützte — Auffassung vertreten worden, dass im Tierkörper der Fall vorkommen kann, dass ein Sekret in seiner Wirkung durch die Gegenwart eines andern gesteigert werden kann; z. B. Adrenalin durch die Gegenwart von Hypophysenextrakt oder auch durch die Bestandteile der Schilddrüse.

In nicht ganz der Hälfte der Fälle wird eine Hyperthyreose durch eine Schwangerschaft nicht verändert (nur selten etwas gebessert), in der größeren Mehrzahl der Fälle aber kommt es zu einer Verschlechterung. Die Gefährdung des Kindes ist dabei gering. Besteht eine Struma bei Eintritt der Schwangerschaft, so kommt es ebenfalls — wie bei normaler Schilddrüse — zu einer weiteren Vergrößerung der Thyreoidea und diese bleibt auch nach der Geburt häufig bestehen. Dieser Vorgang kann sich bei erneuter Gravidität wiederholen.

2. Die Beischilddrüsen (Glandulae parathyreoideae, Epithelkörperchen) scheinen in einer noch unbekannten Wechselwirkung mit der Schilddrüse zu stehen. Dass eine noch nicht näher bekannte Beziehung dieser Drüschen zum Kalkstoffwechsel besteht, ist oben schon erwähnt worden. Die tetanischen Krämpfe bei parathyreoektomierten Tieren waren durch die Verabreichung von Kalzium (sowie von Magnesium-, Strontium-, Lanthan-, Thoriumsalzen) auf die Dauer von etwa 1 Tag zum Verschwinden zu bringen. Eine Verminderung der Kalksalze im Blut nach dieser Operation ist ebenfalls beobachtet worden und auch eine Verzögerung der Blutgerinnung bei Tetanischen ist angegeben worden, die,

wenn sie den Tatsachen entspricht, vielleicht ebenfalls auf eine Verminderung des Kalkes im Blut sich beziehen ließe.

Morphologisch kommt es während der Schwangerschaft vielleicht zu einer Vermehrung der eosinophilen Zellen in den Epithelkörperchen.

Bei ungenügender Funktion (Zerstörung u. a.) der Epithelkörperchen kommt es zu der als Tetanie bezeichneten Störung. Es besteht dabei eine gesteigerte Erregbarkeit der motorischen und sensiblen Nerven, die sich auch im vegetativen Nervensystem bemerkbar macht. Dazu treten trophische Störungen, wie Ausfall der Haare, Brüchigkeit der Nägel u. a. Die Erkrankung kann lange Zeit völlig latent bleiben, kann jedoch durch Prüfung der elektrischen Erregbarkeit erkannt werden und fand sich z. B. bei der Hälfte aller künstlich ernährten Säuglinge. Auch bei der großen Mehrzahl der Schwangeren fand sich eine erhöhte elektrische Erregbarkeit gegenüber der Norm und zwar mit dem Maximum zur Zeit der Geburt. Man hat den wirksamen Stoff bei der Tetanie in einem Amin vermutet, das in der Nähe des Imidazolyläthylamins stehen soll, und diesem die Krämpfe bei der Tetanie (Steigerung der Erregbarkeit des Nervmuskelapparates) zugeschrieben. Dabei ist es von Interesse, dass dieser Stoff auch kontraktionserregend auf den Uterus wirkt, es wäre also möglich, dass ein derartiger Stoff beide Wirkungen ausübte. Weiter könnte man fragen, ob es sich bei der Wirkung der Epithelkörperchen vielleicht um eine Entgiftung handelt, wofür möglicherweise die Versuche von Vasalle und andern an Tieren sprechen. Die überwiegende Mehrzahl der Fälle von Tetanie kommt während der Schwangerschaft vor, ein kleiner Prozentsatz trat während der Zeit der Laktation ein.

3. Die Thymusdrüse ist eine Drüse des Kindesalters, mit dem Eintritt der Pubertät tritt ihre Funktion zurück. Vermutlich ist es das Ovar, das einen hemmenden Einfluss auf sie ausübt. Ähnlich sollen Eintritt der Schwangerschaft und die Nebennieren wirken, während die Schilddrüse in entgegengesetztem Sinn wirken soll (vielleicht auch die Beischilddrüsen und die Hypophyse). Das häufige Weiterbestehenbleiben der Thymus bei der Basedowschen Krankheit ist schon oben erwähnt worden und es wird nicht selten der Versuch gemacht, verschiedene Zeichen der Basedowschen Krankheit eben hierauf zu beziehen (Lymphocytose, Herzerscheinungen). Bei Personen mit dem sogenannten Status thymicolymphaticus fand man häufig eine Hypoplasie der Nebennieren.

4. Die Hypophyse. Der Vorderlappen dieser Drüse vergrößert sich während der Gravidität, im wesentlichen durch Vermehrung der Hauptzellen (Schwangerschaftszellen), geht nachher allmählich wieder zurück, und dieser Vorgang wiederholt sich bei jeder Schwangerschaft. Im Alter treten die Hauptzellen wieder völlig zurück. Eine Vergrößerung des Vorderlappens folgt auch auf Entfernung der Ovarien, bezw. der Hoden, hierbei hypertrophieren jedoch die eosinophilen Zellen und nicht die Hauptzellen.

Auch die Entfernung der Schilddrüse soll eine Vergrößerung der Hypophyse zur Folge haben. Entfernung der Hypophyse hat beim wachsenden Tier eine Hemmung des Körperwachstums, eine Störung des Fettstoffwechsels (Fettsucht) und eine Störung der Entwicklung der Geschlechtsorgane (besonders auch der Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere) zur Folge. Konzeption tritt nie ein. Beim erwachsenen Tier scheint sich die Wirkung auf die Schädigung der Geschlechtsorgane zu beschränken Die Brunst wird abgeschwächt. Schwangerschaft tritt nicht ein. Eine bestehende Schwangerschaft wird unterbrochen (stets?). Auch beim Menschen hat man ähnliche Erscheinungen auf Hypopituitarismus (Unterfunktion der Hypophyse) beziehen wollen. Mit dem Hypertuitarismus dagegen bringt man den Riesenwuchs (Akromegalie) zusammen. Mit dem Wachstum der Hauptzellen des Vorderlappens hat man die während der Schwangerschaft stattfindenden Wachstumsvorgänge am Körper in Verbindung gebracht (Knochenwachstum, z. B. am Becken, den Rippen, dem Schädeldach, Verbreiterung der Hüften, vielleicht auch das Wachstum des Uterus). Auch das Eintreten von Akromegalie während der Schwangerschaft und das allmähliche Wiederzurückgehen ihrer Symptome nach der Geburt ist beobachtet worden (Plumpheit des Gesichts, Verdickung der Hände und Füße u. a.). Eine schon vor der Schwangerschaft bestehende Akromegalie hat vielfach Amenorrhoe und Sterilität zur Folge. Tritt Schwangerschaft bei Akromegalie ein, so scheint sie nicht gestört zu sein.

Der Hinterlappen der Hypophyse (die Neurohypophyse und der Infundibularteil liefert ein Extrakt (Pituitrin), dessen Gabe Wehen hervorzurufen und zu verstärken vermag, wenn die Geburt im Gange ist (vorher dagegen nicht!). Das Pituitrin steigert die Erregbarkeit glatter Muskeln (Uterus, Blase), erhöht den Blutdruck (ähnlich dem Adrenalin) verlangsamt die Herztätigkeit. Der wirksame Stoff ist ein Amin, welches dem β-Imidazolyläthylamin nahesteht, das durch Bakterienwirkung aus Histidin (Imiddazolylalanin) erhalten wird.

5. Die Epiphyse. Eine Funktion dieser Drüse in Beziehung zur Schwangerschaft ist bis jetzt nicht erkannt.

6. Die Nebennieren (und das übrige chromaffine System). Die Rindensubstanz der Nebennieren erfährt während der Schwangerschaft (und auch während der Menstruation) eine Hypertrophie (Hyperplasie) mit reichlicher Ablagerung von Pigment. Auch bei Kastration kommt es zu einer Hypertrophie, jedoch ohne die Anhäufung von Pigment. Völlige Exstirpation der Rinde führt zum Tode (unter Muskelschwäche, Temperaturabfall). In den Rindenzellen sind Lipoidkörnchen (zum Teil Cholesterinester) enthalten und zwar bei Schwangerschaft und nach Kastration in vermehrter Menge, doch auch bei anderen Störungen, wie Arteriosklerose, Nierenleiden u. a. Es ist oben schon verzeichnet worden, dass fast vom Beginn der Schwangerschaft ab bei der Mutter eine Lipoidämie besteht und dass besonders das Cholesterin dabei ver-

mehrt ist, während beim Kind nichts derartiges eintritt. Dasselbe erfolgt nach Kastration, im Klimakterium, nach Röntgenbestrahlung des Ovars. In der Zeit der Periode tritt dagegen eine Verminderung ein. Diese Cholesterinesterämie hat man mit der erhöhten Funktion der Nebennierenrinde in Beziehung gebracht.

Das Mark der Nebennieren (das chromaffine System, zu dem auch die Karotisdrüse, das Zuckerkandl'sche Organ und verschiedene Körper längs des Sympaticusstranges, der in naher funktioneller Beziehung zu diesem Gewebe steht, gehören), scheint während der Schwangerschaft nicht oder nur sehr wenig zu hypertrophieren. Für Konzeption, Erhaltung der Schwangerschaft und Geburt scheint nach Tierexperimenten die Gegenwart der Nebennieren nicht notwendig zu sein. Das Sekret der Nebennieren ist das Adrenalin (Brenzcatechyloxyäthylmethylamin). Es vermag den Uterus zu Kontraktionen anzuregen (neben seiner Fähigkeit den Blutdruck zu steigern, Zucker frei zu setzen und die Pupille zu erweitern). Ein sicherer Nachweis, dass das Adrenalin während der Schwangerschaft im Blut vermehrt ist, ist bis jetzt nicht geglückt, doch ist eine erhöhte Wirksamkeit des Adrenalins auch ohne vermehrten Gehalt im Blute möglich durch Erhöhung seiner Wirksamkeit (Sensibilisierung) durch andere innere Sekrete. Unter diesen ist z. B. das Schilddrüsensekret zu nennen, dann auch das Pituitrin. Auch die Pigmentierung bei Schwangeren hat man mit den Nebennieren in Beziehung gebracht und daran gedacht, dass aus Tyrosin und anderen Eiweißspaltstücken Melanine gebildet werden können, während das Tyrosin z. B. auch als Mutterkörper des Adrenalins in Betracht kommt. Demnach könnte sowohl Rinde wie Mark beteiligt sein.

Dass bei der Erkrankung der Nebennieren, besonders des chromaffinen Gewebes die Addison'sche Bronzekrankheit eintritt ist bekannt. Häufig sind dabei die Geschlechtsorgane ebenfalls geschädigt, z. B. wird Atrophie der Ovarien, Amenorrhoe, beobachtet. Künstlich diese Erkrankung hervorzurufen, ist bis jetzt nicht gelungen.

8. Das Pankreas. Über eine hier zu nennende innere Sekretion dieser Drüse oder eine Störung dieser während der Schwangerschaft ist nichts zu sagen.

9. Die Ovarien üben Einfluss auf die Entwicklung der geschlechtlichen Eigenart des Weibes. Mit Wahrscheinlichkeit lässt sich sagen, dass das Corpus luteum auf der Höhe seiner Entwicklung die Menstruation auslöst. Angenommen wird ferner, dass es die Fähigkeit besitzt, die Reifung eines Eies zu verhüten. Sodann scheint das Corpus luteum sehr wichtig zu sein für die Ansiedelung und feste Einnistung des Eies im Uterus und zwar würde diese Funktion vorzüglich auf die ersten Monate der Schwangerschaft fallen. Von Stoffen, die der gelbe Körper liefert, ist Cholesterin und der gelbe (lipoidartige) Farbstoff Lutein bekannt. Bei beiden ist über die Bedeutung nichts zu sagen. Die Extrakte und Pressäfte der Ovarien scheinen eine gewisse elektive Wirkung auf

die Genitalien zu besitzen, ihre länger fortgesetzte Injektion führte an kastrierten Tieren zu einem brunstähnlichen Aussehen der Genitalien. In den späteren Monaten der Schwangerschaft entwickelt sich immer mehr die interstitielle Drüse, die morphologisch dem Corpus luteum ähnlich ist und vielleicht eine ähnliche Wirkung wie dies es ausübt. Angeregt werden die Veränderungen der interstitiellen Drüse durch ein inneres Sekret der Plazentarzotten und dieser Vorstellung entsprechend findet man bei krankhafter Wucherung der Zottenepithelien (Blasenmole, Chorionepitheliom) die Bildung von Luteinfollikelcysten. Die Ovulation hört regelmäßig auf während der Schwangerschaft. Ob das Auftreten von Hyperemesis mit dem Corpus luteum in Beziehung steht, ist noch nicht geklärt.

Sehr zu beachten sind die Ergebnisse, die über die Entstehung einer rätselhaften Erkrankung, der Osteomalacie, sich ergeben haben, während die Untersuchungen des Mineralstoffwechsels, der zunächst befragt wurde, hier bisher nichts sicheres geliefert haben.

Diese Erkrankung steht jedenfalls in naher Beziehung zu den Ovarien, wie die fast stets nach Kastration eintretende Heilung beweist. Ob dabei die interstitielle Drüse eine besondere Bedeutung hat, ist fraglich. Neben den Ovarien hat man noch andere endokrine Drüsen an dieser Erkrankung beteiligt angenommen und zwar 1. die Schilddrüse; es lässt sich nicht bestreiten, dass Osteomalacie auffallend häufig mit einer Hyperthyreosis verbunden ist, 2. die Nebennieren: Adrenalinzufuhr wirkt meistens günstig auf die Osteomalacie ein und man hat diese Wirkung auf einen Antagonismus zwischen chromaffinem System und Ovarien bezogen, so, dass das chromaffine System bei Osteomalacie im Zustand einer Hypofunktion sich befinden würde (auch die günstige Wirkung von Pituitrin ist so gedeutet worden), 3. die Beischilddrüsen: man beobachtete häufig eine Hyperplasie dieser Körperchen bei Osteomalacie, die vielleicht (Kalkstoffwechsel!) in erhöhtem Maße in Anspruch genommen sind. Für sich steht die Beobachtung, dass langdauernde Behandlung mit Phosphor bei Osteomalacie ebenfalls gute Resultate liefert, fast vergleichbar denen der Kastration. Darauf, dass vielleicht auch außerhalb des Körpers liegende Schädlichkeiten bei dieser Krankheit in Betracht kommen, weist das in verschiedenen Gegenden endemische Vorkommen der Osteomalacie hin.

9. Die Milchdrüse. Das Wachstum und die Tätigkeit dieser Drüse wird nicht auf nervös reflektorischem Wege geleitet, sondern durch innere Sekrete. Bei der Pubertät und dem Anschwellen der Drüse während der Menstruation müssen diese vom Ovarium stammen. Nach Kastration und in der Menopause verfällt die Milchdrüse der Atrophie, umgekehrt trat bei kastrierten männlichen Meerschweinchen nach Implantation von Ovarien eine starke Entwicklung der Milchdrüsen ein (neben weiblichem Habitus). Die Schwangerschaftshypertrophie kommt — auch nach Entfernung der Ovarien — zustande, durch Einwirkung des Saftes der Plazenta und ferner des Fötus (vielleicht können auch Teratome analog wirken). Die Milchsekretion stellt sich ein, wenn Fötus und Pla-

zenta ausgeschaltet sind (durch Absterben oder durch Geburt). Dabei ist sehr häufig Amenorrhoe zu finden und Konzeption tritt während des Stillens nur recht selten ein, so dass man eine hemmende Wirkung der milchabsondernden Milchdrüse auf das Ovar annehmen muss. Mit der ersten Milch wird Cholesterinester ausgeschieden, vorher (im Colostrum) und in der späteren Milch ist dies nicht der Fall.

10. Die Plazenta ist ein fötales Organ, das die körperfremden Stoffe der Mutter in körpereigene des Foetus umbildet (etwa vergleichbar der Darmwand). Auch ihr kommen Beziehungen, Einwirkungen auf andere Organe zu. Die Beziehung von Plazentarstoffen zum Wachstum der Milchdrüse wurde bereits erwähnt und diese Stoffe wirken auch im fötalen Körper, bewirken auch dort eine Anschwellung der Brustdrüse (Bildung von Hexenmilch) und die Vergrößerung des Uterus. Auch der Einfluss einer pathologischen Wucherung der chorialen Epithelien bei Blasenmole und bei Chorionepitheliom auf eine pathologische Steigerung der Thecalutzellenproduktion im Ovar wurde bereits genannt. In den Chorionepithelien hat man ferner besonders in den ersten Monaten Lipoide, besonders Cholesterin aufgefunden, sodann eine Reihe von Fermenten, darunter ein Trypsin; dieses soll im mütterlichen Organismus eine Gegenwirkung hervorrufen: die Bildung einer antitryptisch wirkenden Substanz.

Wir sehen in den mitgeteilten Ergebnissen eine große Zahl von Fragen aufgeworfen, freilich ist sehr häufig, fast muss man sagen meist, die Beantwortung noch durchaus hypothetisch, die Vorstellungen noch sehr in Fluss und verhältnismäßig erst Weniges ist fester Boden geworden. Doch zeigt das Wenige, das geklärt und das Viele, das in schattenhaften Umrissen sich herauszuheben beginnt, dass hier ein weites Feld der Bebauung harrt, mag diese auch noch viele Beobachter und viele Zeit in Anspruch nehmen, bis die Klärung so weit gediehen ist, dass auch auf diesem Gebiet, wie auf manchem anderen ein vorläufiger Abschluss erzielt sein wird, ein Abschluss freilich nur relativ genommen, der wieder durch neue leitende Gesichtspunkte zu weiteren Anfängen den Grund bilden wird.

Ernst Weinland-Erlangen.

Bekanntmachung.

Im botanischen Garten zu ***Buitenzorg*** *ist ein neues Fremdenlaboratorium eröffnet, welches zu Ehren des verstorbenen Professors Melchior Treub den Namen „Treub-Laboratorium“ erhalten hat. Es ist mit allen modernen Hilfsmitteln ausgestattet und steht unter der Leitung des Herrn von Faber, Vorstand der botanischen Laboratorien des Gartens.*

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik · Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. August 1914. № 8.

Inhalt: **Pringsheim**, Die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenstengel. — **Erdmann** und **Woodruff**, Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramaecien. — **Baunacke**, Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion (Schluss). — **Thilo**, Die Vorfahren der Kugelfische. — **Schultz** und **Singol**, Einige Beobachtungen und Experimente über Anabiose. — Kolkwitz, Pflanzenphysiologie, Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen, einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. — Swart, Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. — Lindau, Kryptogamenflora für Anfänger. — v. Grafe, Ernährungsphysiologisches Praktikum höherer Pflanzen. — Escherich, Die Forstinsekten Mitteleuropas. — Fruhwirth, Handbuch der landwirtschaftl. Pflanzenzüchtung. — Oppel, Leitfaden für das embryologische Praktikum und Grundriss der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.

Die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenstengel.

Von Ernst G. Pringsheim.

Seit Schwendener's klassischen Untersuchungen über die Verteilung der Festigungsgewebe in den Stengeln der monokotylen Pflanzen[1]) wissen wir, dass die Grundsätze, auf denen die Versteifung der Organe beruht, vielfach ganz denen entsprechen, die den Ingenieur bei der Berechnung von Bauwerken leiten. Die Zellulosemassen, die die ursprünglich dünnen Zellwände verstärken, sind mit größter Sparsamkeit so verteilt, dass die am meisten beanspruchten Teile imstande sind, die sie treffenden Zug- und Druckkräfte aufzunehmen und die zarten Teile vor dem Zerreissen oder Zerquetschen zu schützen.

Ähnlich wie bei einem Stahlrohr, das gegen Verbiegung mehr Widerstand leistet als ein gleich schwerer und gleich langer voller Stab, so sind auch bei der Pflanze die festen Teile möglichst nach außen verlegt, um biegungsfeste Organe zu schaffen. Nach diesem Plan sind viele Pflanzenstengel gebaut. Ist dagegen die Bean-

1) S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotylen, 1874.

spruchung durch Zug zu erwarten, wie es bei den Wurzeln gewöhnlich der Fall ist, so würde bei entsprechendem Bau leicht durch nicht genau in der Längsrichtung angreifende Kräfte ein einseitiges Einreissen stattfinden, worauf dann sofort das ganze Gebilde zerstört würde. Zugfeste Organe müssen also gerade eine gewisse Biegsamkeit besitzen, was durch Verlegung der Festigungsgewebe nach innen erreicht wird. Wir finden das bei Wurzeln, Ranken, Stengeln flutender Pflanzen u. s. f.

Bei dieser Betrachtungsweise stehen die mit verdickten Zellwänden versehenen Gewebspartien im Vordergrunde des Interesses. Die dünnwandigen Zellmassen treten demgegenüber an Bedeutung zurück. Sie haben als „Füllgewebe" lediglich die Aufgabe, die gegenseitige Lage der mechanisch festeren Gewebe zu sichern. Von ihnen hören wir daher z. B. in Haberlandt's Physiologischer Pflanzenanatomie, die bei ihrer führenden Rolle die allgemeine Auffassung wiedergeben dürfte, verhältnismäßig wenig. Und doch sind die dünnwandigen Parenchymzellen bei der Festigung des jugendlichen Pflanzenkörpers recht wichtig, so dass es nicht zwecklos sein dürfte, einige in dem genannten Werke nur angedeuteten Fragen etwas näher zu beleuchten.

Wir gehen bei unseren Betrachtungen von der einzelnen Pflanzenzelle aus. Im ganz jugendlichen Zustande besteht sie aus einer äußerst dünnen Zellulosehaut, die einen ringsum geschlossenen Sack um das die Hauptmasse bildende lebende Protoplasma mit seinen Einschlüssen bildet. Durch den Quellungsdruck des Protoplasmas ist die Zellulosehülle gespannt.

Beim Älterwerden treten in dem Protoplasma der wachsenden Zelle sich stetig vermehrende Tropfen wässeriger Lösungen auf, die sogen. Vakuolen, die die Volumzunahme des Ganzen in der Hauptsache bedingen und die schließlich zu einem größeren Tropfen zusammenfließen. Wir haben nun folgende Anordnung: Zu äußerst die noch dünne, an Fläche stark gewachsene Zellhaut. Ihr liegt nach innen eine dünne Schicht Protoplasma an, das seinerseits wieder den Zellsaft umschließt. Dieser nimmt den größten Raum in der Zelle ein. Er besteht, wie gesagt, aus einer wässerigen Lösung verschiedener Stoffe, unter denen Salze organischer und anorganischer Säuren sowie Zuckerarten wohl die wichtigsten sind. Auch jetzt ist die Zellulosehaut durch Druck von innen her gespannt. Er rührt aber nun nur zum geringen Teil von der Quellungskraft des an Masse verhältnismäßig stark zurückgetretenen Protoplasmas her. Eine andere Energieart ist an ihre Stelle getreten, der osmotische Druck des Zellsaftes, der das Protoplasma an die Zellulosehaut anpresst.

Betrachten wir eine in Wasser liegende Pflanzenzelle, etwa die einer Alge. Das Wasser als solches tritt ohne Hindernis durch

ihre Zellhaut sowohl wie durch ihr Protoplasma, durchtränkt alles und erfüllt den Innenraum. In diesem aber befinden sich, in Wasser gelöst, mancherlei Stoffe, die nicht durch das lebende Protoplasma hindurch können. Sie haben gewissermaßen das Bestreben, Wasser an sich zu reissen. Die Lösung sucht sich zu verdünnen, nimmt dadurch an Volumen zu und würde das schleimige, halbflüssige Protoplasma sprengen, wenn es sich nicht gegen die Zellulosehaut lehnte, die vermöge ihrer beträchtlichen Zugfestigkeit dem Drucke zu widerstehen vermag und nur wenig gedehnt wird. Ihr elastischer Gegendruck verhindert schließlich das weitere Einströmen von Wasser, so dass ein Gleichgewicht zwischen osmotischem Druck und Zellwandspannung entsteht.

Bei einer im Boden wurzelnden Pflanze sind die Verhältnisse unter normalen Umständen für alle Zellen ganz entsprechend, wenn auch wegen der erschwerten Wasseraufnahme meist keine volle Wassersättigung erreicht ist und daher die Zellhaut nicht unter maximalem Drucke steht. Sinkt aber etwa durch Verdunstung der Wassergehalt weiter, so nimmt das Volumen der Zellflüssigkeit ab, die Dehnung der Wand verschwindet. Was wir dann sehen, ist als Welken genugsam bekannt, und das schlaffe Herunterhängen der Blätter und jungen Stengel zeigt deutlich, wie wichtig die pralle Füllung oder „Turgeszenz“ der Zellen für die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenteile ist. Für solche reicht also offenbar die Versteifung durch die noch wenig mächtigen, mit verdickter Wand versehenen sogen. mechanischen Gewebe nicht aus.

Man darf daraus aber noch nicht den Schluss ziehen, dass die sogen. Festigungsgewebe für die Versteifung der Organe ohne Bedeutung seien. Dickwandige „mechanisch wirksame“ Gewebe und dünnwandiges Parenchym müssen vielmehr zusammenwirken, damit die nötige Biegungsfestigkeit des Ganzen sichergestelt sei. Welches ist nun die Rolle, die beiden zukommt?

Betrachten wir zunächst ihre mechanischen Eigenschaften getrennt, wobei wir die Unterschiede schärfer hervorheben wollen als es der Wirklichkeit entspricht.

Die einzelne wassererfüllte oder turgeszente Pflanzenzelle können wir, wie das häufig geschieht, mit einer Gummiblase vergleichen, in die Luft oder besser Wasser unter einem gewissen Drucke eingepresst worden ist. Während sie im leeren Zustande schlaff (welk) war, hat sie nun eine gewisse Prallheit (Turgeszenz) erlangt, d. h. das System Wasser + Gummihaut zeigt mechanische Eigenschaften, die den einzelnen Komponenten durchaus nicht zukommen. Die an sich einer Verbiegung keinen Widerstand entgegensetzende Gummihaut ist gespannt. Sie wird in ihren einzelnen Flächenteilen dadurch noch nicht steifer. Was sich geändert hat, ist nur die

Dehnbarkeit, die schon bis zu einem gewissen Grade beansprucht ist, so dass wachsende Kräfte nötig sind, um weitere Dehnung zu erzielen. Die elastische Hülle zwingt daher dem an sich formlosen Inhalt eine Gestalt mit möglichst kleiner Oberfläche auf. Das Wasser wiederum ist nicht zusammendrückbar. Wird es am Ausweichen verhindert, so kann es ungeheuren Druckkräften Widerstand leisten, so leicht auch seine Teilchen verschiebbar sind. Durch Zusammenwirken also des nur druckfesten Wassers mit der nur zugfesten Haut wird ein mechanisches Gebilde von einiger Steifheit erzielt, denn jede Formänderung würde bei gleichbleibendem Volumen eine Oberflächenvergrößerung, eine Dehnung gewisser Wandpartien voraussetzen.

Je kleiner ein solches Gebilde wird, desto größer wird seine Widerstandsfähigkeit gegen Formänderungen, denn um so weniger kann das Wasser ausweichen und auf eine um so kleinere Fläche konzentriert sich die Dehnung der Haut. Ein Gefüge aus vielen solchen kleinen Blasen wird sehr viel steifer sein als eine einzelne Blase von der Größe des Ganzen. Denken wir uns die letztere irgendwie aus der Form gebracht, so wird das Wasser von den gedrückten Stellen nach den gezerrten abfließen, was es nicht kann, wenn es durch Scheidewände an seiner Stelle festgehalten wird. Hierin liegt einer der Gründe für den Aufbau der Landpflanze aus vielen kleinen Kammern, die wir Zellen nennen.

Ein Gebilde, das nur aus parenchymatischen dünnwandigen Zellen besteht, hat nun aber aus verschiedenen Gründen noch keine sehr große mechanische Festigkeit, wie wir das an einem Zylinder sehen, den wir etwa aus dem Inneren einer Kartoffel oder eines Apfels herausstechen. Die Verkittung der Zellen ist nicht ausreichend, um gegenseitige Verschiebung zu verhindern. Und selbst wenn das der Fall wäre, so würden zwar die gedrückten Teile genug Widerstand leisten, in den gezerrten aber würde die dünne Zellhaut zerrissen oder die Zellfugen sich spalten. Wie wir uns am besten an einem zylindrischen Organe klar machen, das wir zu verbiegen suchen, werden die auf der konvexen Seite liegenden äußersten Partien am stärksten gedehnt. Von da nach der Längsachse zu wird die mechanische Beanspruchung immer geringer werden. Die Achsenteile selbst ändern ihre Länge nicht. Darüber hinaus aber kommt umgekehrt ein bis zur konkaven Oberfläche steigender Druck zustande.

Da wir nun gesehen haben, dass das Parenchym an sich vermöge der Unzusammendrückbarkeit des Wassers eine ausreichende Druckfestigkeit besitzt, wird eine größere Biegungsfestigkeit hauptsächlich durch Erhöhung der Zugfestigkeit der an der konvexen Seite liegenden Teile erzielt werden können. Zwei Veränderungen der dort liegenden Zellen kommen in Frage, nämlich 1. Verminderung in der Zahl und Flächenvergrößerung der besonders gefähr-

deten Kittstellen und 2. Verstärkung der Zellwände. All das wird nun in der Tat erreicht durch die Ausbildung der der gezerrten Oberfläche anliegenden Zellen zu langgestreckten spitzauslaufenden und dickwandigen Fasern. Ihre Länge vermindert die Zahl der Fugen auf einer gewissen Strecke, ihre Zukeilung vergrößert die den Zusammenhang bedingende gemeinsame Oberfläche, ihre Wandverstärkung vermehrt die Zerreissfestigkeit der einzelnen Zelle und damit des Ganzen.

Die Druckfestigkeit dieser Fasern dürfte nicht groß sein, wohl kaum größer als die des Wassers im Parenchym. An den konkaven Flanken brauchten sie also nicht vorhanden zu sein, wenn diese nicht bei einer Biegung in entgegengesetzter Richtung ebensogut konvex, also auf Zug beansprucht werden könnten. Deshalb, und nicht weil sie das Druckwiderlager für die entgegengesetzt beanspruchte Gegenseite bilden müssten, werden die Fasern ringsherum ausgebildet. Es kommt freilich noch ein anderer Grund hinzu, dass nämlich durch den ringsum geschlossenen zugfesten Fasermantel die einigermaßen plastische Parenchymzellmasse in ähnlicher Weise am Ausweichen verhindert wird, wie das Wasser in der einzelnen Zelle.

Die Wirksamkeit der bisher als Fasern bezeichneten mechanisch zugfest gebauten Elemente ist für unsere Frage nur dem Grade, nicht der Art nach verschieden, je nachdem ob wir nur wenig verlängerte, allein in den Längskanten stark verdickte Collenchymzellen (Lamium) oder eigentliche, ringsherum bis fast zum Verschwinden des Hohlraumes mit Zellulose erfüllte, lange Bastfasern (Linum) vor uns haben oder ob schließlich nur die Oberhaut durch Verstärkung der Wände eine zähe Hülle bildet (Leucoium). Alle diese sind nur auf Zug-, nicht aber auf besondere Druckfestigkeit hin konstruiert.

Schneiden wir daher z. B. an einem Blattstiel vom Rhabarber die äußeren Partien bis aufs Mark an der oberen flachen Seite in Abständen von einigen Zentimetern quer durch, so sinkt das Blatt herab. Drehen wir aber das Ganze herum, so dass die Oberseite nach unten zeigt, so hält sich der Stiel steif. Dasselbe erzielen wir durch Abziehen der zugfesten Partien einer Flanke, nur dass hier die Krümmung durch die Gewebespannung störend wirkt. Beim Durchschneiden hört man deutlich ein knackendes Geräusch, das von dem plötzlichen Nachlassen der Spannung herrührt.

Von weiteren experimentellen Belegen für die vorgetragene Meinung sei angeführt, dass nach Bücher's[2]) Untersuchungen in gebogener oder in horizontaler Lage festgehaltenen Stengeln die

2) H. Bücher, Anatom. Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 40, 1906.

auf der konvexen oder oberen Seite befindlichen mechanischen Elemente gegenüber den entgegengesetzt gelagerten stark gefördert werden. Auf die physiologische Bewirkung dieser ungleichen Ausbildung brauchen wir hier nicht einzugehen. Es genügt uns, dass die unter natürlichen Verhältnissen auf Zug besonders beanspruchte konvexe respektive obere Flanke stärker ausgebildet wird als die den Druck aufnehmende Gegenseite, in der die sogen. mechanischen Elemente offenbar wesentlich an Bedeutung zurücktreten, weil das Grundparenchym an sich druckfest genug ist.

Wie wir oben gesehen haben, wird die Biegungsfestigkeit eines jungen Pflanzenstengels in ähnlicher Weise durch das Zusammenwirken zug- und druckfester Teile erzeugt wie die Formbeständigkeit der einzelnen Zelle. Das stark wasserhaltige Parenchym haben wir dabei mit dem Zellsaft, die Hülle von meist faserartigen, zugfesten Elementen mit der Zellulosewand verglichen. Nun habe ich auch schon betont, dass die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Zelle gegen Gestaltsveränderungen mit dem Turgor, d. h. der Spannung der Wand wächst. Während eine nicht voll wassergesättigte Zelle schlaff ist, d. h. verbogen werden kann, bis das den verfügbaren Innenraum zunächst nicht ganz erfüllende Wasserquantum einem weiteren Zusammendrücken Widerstand leistet, ist in der prall gefüllten Zelle die Wand schon so stark gespannt, dass sie einer noch stärkeren Dehnung und damit einer Formveränderung des Ganzen kräftig entgegenarbeitet. Auch dieses bei der einzelnen Zelle wirksame Prinzip kehrt nun beim ganzen Stengel wieder.

Die zugfesten Elemente, seien sie nun Epidermiszellen, kollenchymatischer Natur oder echte Bastfasern, sind von innen her wenig oder gar nicht gespannt. Die letzteren entbehren im fertigen Zustande überhaupt des lebenden Inhalts, haben also keinen Turgor. Aber auch das vom Stengel abgelöste Collenchym verkürzt sich nach teilweiser Wasserentziehung oder Abtötung nur unwesentlich. Dagegen haben alle diese Gewebe eine beträchtliche Elastizität. Sie würden also der Dehnung beim Biegen des Stengels einen anfangs geringen und erst bei stärkerer Krümmung des Ganzen wachsenden Widerstand entgegensetzen, wenn sie nicht im Gewebeverbande schon passiv gedehnt wären.

Dadurch nämlich, dass die teilweise oder ringsherum dickwandigen der Oberfläche genäherten Zellen eben wegen dieser Wandverstärkungen früher in die Länge zu wachsen aufhören als die dünnwandigen Parenchymzellen des Markes, werden die ersteren in Zug-, die letzteren in Druckspannung versetzt[3]). Die äußeren Gewebe werden nun einer weiteren Dehnung, die inneren einem

3) Die tatsächlich wegen der mannigfachen Regulationen verwickelteren Verhältnisse wurden hier absichtlich vereinfacht dargestellt.

Zusammendrücken größeren Widerstand entgegensetzen als das ohne diese „Gewebespannung“ der Fall wäre, und dadurch wird die Biegungsfestigkeit des ganzen Stengels sehr erhöht.

Trennen wir die gedehnten von den gedrückten Teilen, indem wir etwa mit einem Korkbohrer das Mark aus einem noch grünen Stengel herausstechen, so passen nachher beide nicht mehr zusammen. Das Mark ist ein ganzes Stück länger, der äußere Hohlzylinder etwas kürzer geworden. Spalten wir den Stengel der Länge nach mehrfach, so krümmen sich die Teile nach außen, manchmal so stark, dass sie sich lockenartig aufrollen. Sie setzen nun der Verbiegung nach innen hin noch einen merklichen, der umgekehrten aber kaum mehr einen Widerstand entgegen. Je höher der Wassergehalt der Parenchymzellen, desto deutlicher werden diese Erscheinungen und am stärksten zeigen sie sich, wenn die isolierten Teile in Wasser gelegt werden, weil jetzt erst die nicht mehr von außen zusammengedrückten Zellen sich völlig mit Wasser sättigen können.

Heben wir dagegen durch Welken oder durch wasserentziehende Mittel die Turgeszenz der Zellen auf, so verschwindet die Gewebespannung und mit ihr die Biegungsfestigkeit des Stengels. Und ebenso ist das isolierte Mark und die von ihm getrennten zugfesten äußeren Gewebe schlaff. Ein solcher Versuch zeigt uns am deutlichsten, dass bei jungen Stengeln die „mechanischen Elemente“ nicht ausreichen, die nötige Steifheit zu erzielen. Und zwar hat das Mark, wie die Biegungsversuche an gespaltenen Stengeln beweisen, nicht nur die Aufgabe als „Füllgewebe“ die gegenseitige Lage der „Festigungselemente“ zu sichern, sondern vor allem den druckfesten Teil des Systems herzugeben und die Gewebespannung zu erzeugen. Die obwaltenden Verhältnisse hat Sachs schon 1873 richtig erkannt. Denn er sagt: „Das ganze Internodium lässt sich mit der Zelle vergleichen, deren saftiger Inhalt durch das Mark, deren Haut durch die peripherischen Gewebe repräsentiert wird“[4]). Dennoch wird in Schwendener's Werk, und seitdem allgemein, der Gewebespannung nur ganz kurz Erwähnung getan.

Und doch ist es genugsam bekannt, dass erst, wenn die Verholzung begonnen hat, der Stengel beim Welken nicht mehr schlaff wird. Jetzt sind es wirklich die, wohl auch durch chemische Veränderung an sich biegungsfester gewordenen Zellwandmassen, die, meist in Form eines Hohlzylinders angeordnet, das mechanische System allein darstellen. Das Mark hat nun keine Bedeutung mehr und kann absterben oder zerrissen werden, wie wir das so oft finden.

Der Wert der Gewebespannung für die Pflanze ist also recht groß. Und wenn auch, wie Jost[5]) meint, die zahlreichen, durch

4) J. Sachs, Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, S. 925.

5) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Jena 1908, S. 350.

ältere Arbeiten aufgehäuften Tatsachen nicht die Bedeutung haben, die man ihnen zuschrieb, so glaube ich doch gezeigt zu haben, dass sie in dem hier hervorgehobenen Zusammenhange einer besonderen Hervorhebung und eines neuen Studiums wert sind. Es ist nicht möglich, hier noch viele Einzelheiten anzuführen. Nur auf die zarteren Blätter möchte ich verweisen, die selbst bei beträchtlicher Größe (*Catalpa*, *Aesculus*, *Rheum*, *Lappa* u. a.) im turgeszenten Zustande flach ausgebreitet sind, ohne dass wir heute die in ihnen wirksamen Spannungsverhältnisse übersehen könnten. In diesem Zusammenhange versteht man immerhin das polsterartige Hervortreten der Blattnerven auf der Unterseite, besonders an großen und weichen Blättern. Die dort zwischen Collenchym eingebetteten Parenchymmassen nehmen die von der schweren Blattspreite ausgeübten Druckwirkungen auf. Drehen wir deshalb etwa ein Klettenblatt um, so erhält es sich nicht mehr ausgebreitet. Die Nerven biegen sich und nähern sich einander. Die natürliche Lage beruht auf dem Zusammenwirken von Blattgewicht und Gewebespannung.

Jede Betrachtung über die mechanische Festigung des Pflanzenkörpers sollte mit den jugendlichen Organen und deren Zellen beginnen, denn erst auf dieser Grundlage kann die mit so viel mehr Materialaufwand hergestellte, dafür aber vom Turgor unabhängige und auch wirksamere Versteifung der verholzenden Zweige und lederartigen Blätter in ihrem Werden und ihrer Bedeutung begriffen werden.

Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramaecien.

Von Rh. Erdmann und Lorande Loss Woodruff.

Osborn Zoological Laboratory, Yale University, New Haven, Conn., U. S. A.

Mit 6 Figuren.

Die grundlegende Gegenüberstellung Woodruff's (1908) von „life-cycle und rhythm“ in der Lebensgeschichte einer reinlinigen Kultur von *Paramaecium aurelia* und das Aufdecken der Tatsache durch Woodruff, dass ein „life-cycle“ nicht existiert, führte zu einer neuen Auffassung der Potenzen einer Protozoenzelle. *Paramaecium aurelia* ist bis in das Unbegrenzte unter geeigneten Bedingungen aufziehbar und nur der Rhythmus — „a minor periodic rise and fall of the fision rate, due to some unknown factor in cell metabolism, from which recovery is autonomous“ (1911, p. 263) — ist nicht auszumerzen.

Dies hatte Woodruff früher gefunden. Die Rhythmen sind eine Erscheinung, die weder durch veränderte Aufzuchtsmedien (Heuaufguss, Fleischextrakt) und Temperaturwechsel ausgeschaltet werden können. Woodruff und Baitsell sagen noch einmal (1911, p. 353):

„A study of the curves of the division rate at the two temperatures shows that temperature, as is well known, markedly influences the rate, but it also shows that the rhythms persist — the reproductive activity being, as it were, pitched at a higher scale, but its character in no wise altered."

Die Teilungsrate ist also nicht allein eine Funktion eines beschleunigten oder veränderten Assimilationsprozesses, sondern tieferliegende Eigenschaften der Zelle beeinflussen diese. Woodruff schrieb (1908, p. 526):

„No period of marked physiological depression is indicated by the division-rate of this culture during the first year of its life; but well-defined morphological changes have occurred. These cytological variations, chiefly nuclear, demand further study."

Den gleichen Gedanken spricht er 1911 wieder aus und betont noch einmal den normalen Charakter dieser Veränderungen. Unabhängig von Woodruff hatte Erdmann 1908, p. 872, nach Besprechung der Arbeiten von Calkins, Gregory, Woodruff geschrieben:

„Erst eine exakte Untersuchung der Kernverhältnisse selbst in lang fortgeführten Kulturen kann lehren, ob nicht doch die Konjugation ersetzende Erscheinungen auftreten."

Weiter hatte Erdmann, 1913, gemutmaßt, dass die von Woodruff aufgedeckten Rhythmen vielleicht in irgendeinem Zusammenhange mit sexuellen Erscheinungen ständen (1913, p. 119). Diese von Woodruff und Erdmann getrennt ausgesprochenen Vermutungen führten zu unserer gemeinsamen Arbeit, in der wir zeigen können, dass die Rhythmen in der Teilungsrate von *Paramaecium* der physiologische Ausdruck von tiefeingreifenden Veränderungen des Kernapparates sind (Woodruff und Erdmann, Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 18. Febr. 1914), die wir jetzt in dieser Arbeit in Kürze schildern.

Zu unseren Experimenten wurde Woodruff's „pedigreed race" von *Paramaecium aurelia* benutzt, die er am 1. Mai 1907 angelegt hatte. Das Ausgangstier war ein „wildes" *Paramaecium aurelia* aus einem Laboratoriumsaquarium (Woodruff 1908, p. 521, 1911, p. 264). Diese Kultur I wurde in Einzelzuchten bis auf den heutigen Tag (20. März 1914) weitergeführt. Sie ist jetzt in der 4310. Generation. Zweiglinien, die von dieser Hauptkultur isoliert waren, konjugierten am 7. Dezember 1913 (Woodruff 1914, p. 237). Die Ausgangskultur I war also eine normale *Paramaecium*-Spezies, die alle Eigenschaften einer Protistenzelle hatte. Irritabilität, Assimilationsfähigkeit, Reproduktionsfähigkeit und Sexualität.

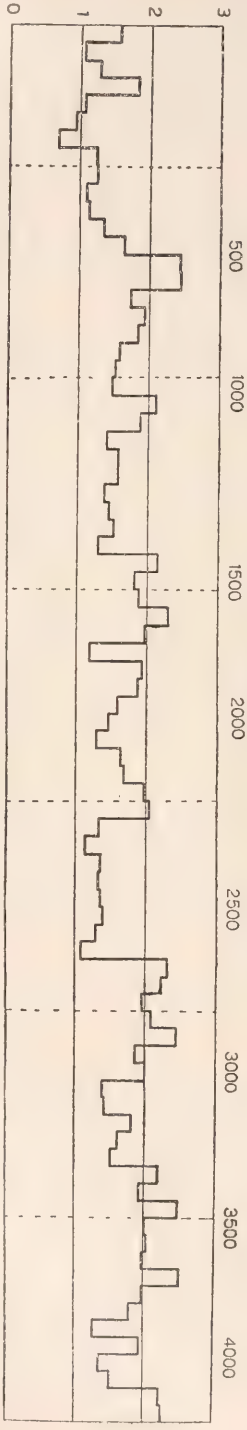


Fig. 1.

Die Kurve zeigt die Teilungsrate der „pedigreed race" (I) von *Paramaecium aurelia*, vom Beginn der Kultur 1. Mai 1907 bis zum 1. Januar 1914 der 4167. Generation. Die Ordinaten stellen die tägliche, durchschnittliche Teilungsrate von vier Kulturlinien dar, auf je einen Monat bezogen. Die vertikalen gestrichelten Linien bezeichnen je den Schluss eines Kalenderjahres. Die Zahlen 500, 1000 u. s. w. geben die Anzahl der Generationen an, die an diesem Zeitpunkt erreicht sind.

Am 27. Oktob. 1913 wurden von der Hauptkultur I, die sich in der 4020. Generation befand, sechs verschiedene Linien, die wir Æ I bis Æ VI nannten, abgezweigt. Diese Tiere, die vorher in einem Heuaufguss und ähnlichen Medien ernährt worden waren, wurden zu Anfang des Experimentes in eine 0,025 %ige Lösung von Fleischextrakt in dreifach destilliertem Wasser übertragen und dauernd ungefähr bei 26° Celsius — dem Optimum für diese Kultur — in einem Thermostaten gehalten. Jeden Tag wurden von sämtlichen entstandenen Teilprodukten eins auf einen neuen sterilen, tiefausgeschliffenen Objektträger übertragen, in dem sich ungefähr fünf Tropfen neuer steriler Nährflüssigkeit befanden.

Es ist von Wichtigkeit, dass diese sechs Linien von einer Zelle abstammten und dass die Abkömmlinge dieser Zelle seit 4020 Generationen unter ständiger Beobachtung waren, ehe das Experiment einsetzte. Die tägliche Teilungsrate der sechs Linien wurde beobachtet und notiert. Wenn zwei Teilungen stattfanden — also vier Tiere entstanden, so wurden ein oder zwei Tiere zur Weiterzucht verwandt, die übrigen fixiert, gefärbt und untersucht. Wenn eine Teilung sich einstellte, konnte nur ein Tier fixiert werden. Zur Fixierung diente Schaudinn'scher Sublimatalkohol und zur Färbung Delafields Hämatoxylin, Pikrokarmin und Boraxkarmin. Jedes Tier wurde einzeln behan-

delt und einzeln auf einen Objektträger gebracht. Bis zum 25. Febr. 1914 hatte Linie ÆE VI die 4231. Generation erreicht. Sie hatte sich also in 121 Tagen 209mal geteilt. Die hier abgebildete Kurve zeigt die auf 5 Tage durchschnittlich dargestellte Teilungsrate. Während dieser

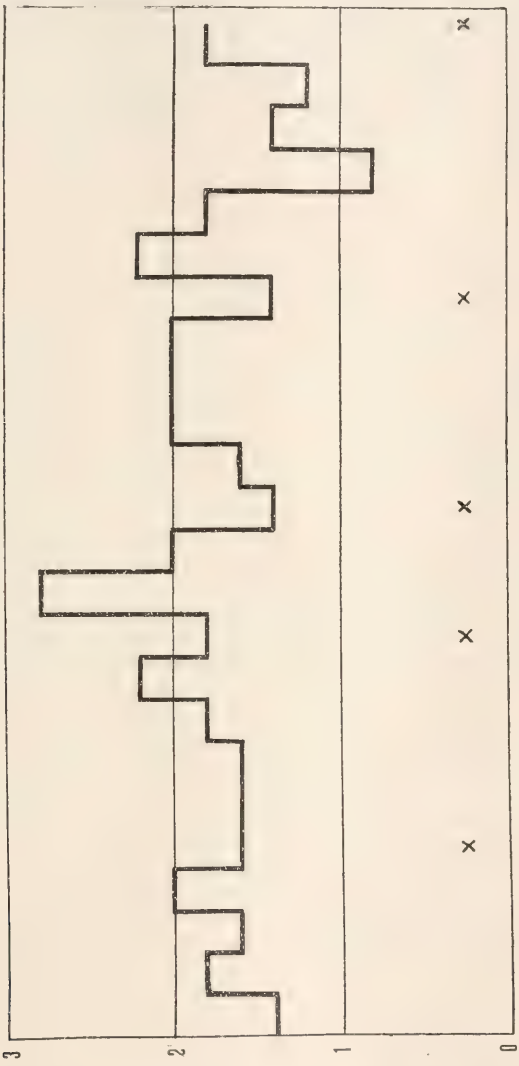


Fig. 2.

Die Kurve stellt die Teilungsrate der Linie ÆE VI dar. Die Ordinaten geben die Anzahl der Teilungen für je **fünf** Tage an, die Abszissen die Anzahl der seit dem 27. Oktober 1913 verflossenen Perioden von je fünf Tagen. Die Kurve zeigt das gleichzeitige Auftreten der Rhythmen und des Reorganisationsprozesses. Die Zeitpunkte sind auf der Figur mit einem Kreuz bezeichnet.

Zeit traten die von Woodruff beobachteten Rhythmen auf und zwar am 18. Novbr., am 14. Dezbr., am 28. Dezbr., am 24. Januar, am 24. Februar; durchschnittlich also zwischen der 50. und 60. Generation. Sie sind auf der Textfigur 2 mit einem Kreuz bezeichnet. Das Auftreten des Prozesses am 24. Februar zeigte eine Abweichung, die Teilungsrate war schon lange vorher sehr niedrig. Hier waren

in dem Kulturmedium und in den Zellen eine besondere Art Bakterien aufgetreten, die die Zelle schwächten und während des Auftretens des Prozesses den Tod der Linie ÆE VI herbeiführten.

Die Tiere der unter täglicher cytologischer Beobachtung gehaltenen Linie VI, die wir allein hier in dieser Mitteilung als Beispiel schildern, erneuerten ihren gesamten Kernapparat zur Zeit der Rhythmen. Dieser eigenartige und bis jetzt in diesem Zusammenhang noch nicht beobachtete Prozess verläuft in drei deutlich getrennten Abschnitten, in denen Veränderungen des Makronukleus und der Mikronuklei nach bestimmten Regeln vor sich gehen.

I. Abschnitt.

Involution des Makronukleus.

A. Veränderung des Makronukleus.

Der Makronukleus von *Paramaecium aurelia* ist — wie von Hertwig geschildert — ein länglicher Körper, der aus feinen chromatischen Granula besteht. Eine ziemlich derbe Membran umgibt ihn. Im vegetativen Leben ist der Rand des Makronukleus glatt. Hertwig sagt (1889, p. 157), dass er durch die Einwirkung von Reagentien schrumpfen und ein Zwischenraum zwischen ihm und dem Protoplasma entstehen kann. Auch schildert Hertwig fingerförmige Fortsätze oder Einkerbungen, die den Kern in zwei bis drei ungleich große Lappen zerlegen können. Hertwig hält diese Erscheinungen für natürliche Strukturverhältnisse, obgleich sie nicht im lebenden Zustande beobachtet werden konnten. Er beweist es dadurch, dass sie stets auftreten, welche Fixationsflüssigkeit auch genommen wird, und dass sie während der späteren Stadien der Teilung und im Laufe der ersten Periode der Konjugation fehlen (1889, p. 158). Dies können wir bestätigen, die Struktur des Makronukleus wechselt während der Zeit zwischen zwei Rhythmen. Hat ein *Paramaecium aurelia* einen Rhythmus überstanden, so ist der Makronukleus langgestreckt, glattrandig, und die Chromatin-Granula erscheinen sehr zart. Oft fallen diese Makronuklei durch ihre leuchtende Tönung bei Pikrokarminfärbung auf.

Je mehr Zellteilungen aber nun nach einem Rhythmus stattgefunden haben, desto mehr streckt sich die kurze Achse des Makronukleus, er wird immer mehr bohnenförmig, seine Granula werden gröber, und die Färbbarkeit nimmt zu. Häufig bemerkt man einige Risse und Einbuchtungen in der Membran, rundliche Chromatinkörper treten aus dem Makronukleus aus. Ihre Zahl kann schwanken. Es finden sich Zellen mit einem Chromatinkörper, mit zwei, fünf, sieben bis zu dreißig und mehr. Diese Chromatinkörper werden aus dem Makronukleus ausgestoßen, vielleicht in derselben Weise wie es Neresheimer von *Ichthyophthirius* berichtet (1908).

Einen Zusammenhang dieser Körper mit dem Makronukleus und eine spätere Durchschnürung dieser Verbindung konnten wir nicht finden. Wir halten das Vorhandensein einer solchen, wie sie Buschkiel bei *Ichthyophthirius* angibt, für *Paramaecium aurelia* nicht erwiesen und auch hier für unwahrscheinlich, denn die Membran des Makronukleus erscheint durchlöchert. Wenn der Makronukleus vollständig von Chromatin entleert ist, bleibt oft seine Hülle erhalten. Es ist also wahrscheinlich, dass Chromatin ausgestoßen und nicht abgeschnürt wird.

Fig. 3.

Bildung der Chromatinkörper und Teilungen der Mikronuklei. (Zeichenerklärung: Makronukleus = punktiert und gestrichelt, Mikronukleus = Kreis mit Punkt, sich teilender Mikronukleus = Spindelform, degenerierender Mikronukleus = Punkt, Chromatinkörper = punktiert, Makronukleusanlagen = mit Kreuzchen versehen.)

Die Befreiung des Makronukleus von seinem Chromatinreichtum kann sich innerhalb zwei oder drei Generationen vollziehen. Die *Paramaecium*-Zelle ist jetzt erfüllt von Chromatinkörpern, die zuerst rundlich sind und später länglich werden; eine zurückbleibende leere Membran stellt den alten Makronukleus dar. Sie selbst färbt sich kaum und wird allmählich von der Zelle resorbiert. Die rundlichen Chromatinkörper, die zuerst eine stark kondensierte Struktur haben, strecken sich, das Chromatin nimmt eine bürstenförmige, gelockerte Gestalt an.

B. Veränderung der Mikronuklei.

Die kleinen Mikronuklei von *Paramaecium aurelia* liegen für gewöhnlich im vegetativen Leben in der Nähe des Makronukleus. Kurz vor Auflösung des Makronukleus verlassen die Mikronuklei ihren Platz und wandern in das Protoplasma. Diese Tatsache gibt schon Maupas (1889, p. 218) für Tiere an, welche sich zur Befruchtung anschicken. Die Mikronuklei schwellen an, zwei Teilungen

finden in jedem Mikronukleus statt, so dass die Zelle 8 Mikronuklei, zwei große und sechs kleine, keinen Makronukleus und viele Chromatinkörper am Schluss dieser Periode besitzt.

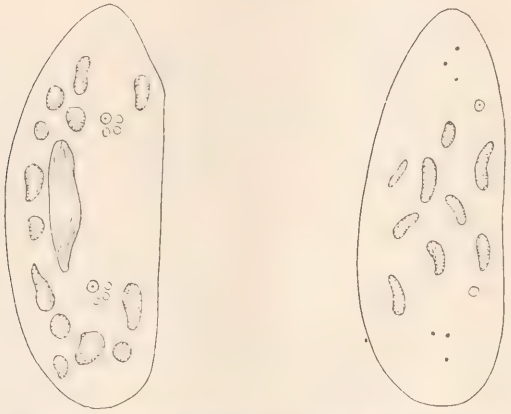
II. Abschnitt.

Degeneration der Mikronuklei.

A. Der Makronukleus.

Die Zelle ist jetzt ohne funktionierenden Makronukleus. Die vollständige Auflockerung der Chromatinkörper, die die ganze Zelle erfüllen, charakterisiert diese Periode. Es ist auffällig, dass der Makronukleus in diesem Prozess keine wurstförmigen Schlingen vor

Fig. 4.



Vollständige Auflösung des Makronukleus und Degeneration der Mikronuklei. (Zeichenerklärung wie Textfig. 3.)

seiner Aufspaltung wie bei der Konjugation bildet, sondern dass direkt eine Entleerung des Chromatins aus dem alten Makronukleus stattfindet, ein Unterschied zwischen der Befruchtung (Maupas, Hertwig) und dem von uns beschriebenen Prozess.

B. Die Mikronuklei.

Die makronukleuslose Zelle hat acht Mikronuklei, zwei große und sechs kleine. Oft liegen drei kleine und ein großer Mikronukleus zusammen. Beide Vierergruppen sind voneinander getrennt. Es ist wohl unzweifelhaft, dass die großen Nebenkerne im späteren Leben der Zelle eine andere Rolle spielen als die kleinen. Hier führen unsere Beobachtungen zu zwei Deutungsmöglichkeiten. Wir können nicht entscheiden, ob sechs oder sieben Mikronuklei degenerieren und wieviele Mikronuklei die Träger der neuen Entwickelung sind. Zellen mit einem und mit zwei Mikronuklei ohne Makronukleus wurden beobachtet, die nur noch mit Chromatinkörpern

erfüllt waren. Die Frage, ob ein oder zwei Mikronuklei zurückbleiben, ist deshalb so schwer zu beantworten, weil in der makronukleuslosen Zeit eine Zellteilung stattfindet; die zwei vor der Zellteilung vorhandenen Mikronuklei können entweder aus einem der acht Mikronuklei entstanden sein oder es können zwei zurückgeblieben sein, die sich dann auf die zwei Zellen verteilen. Bleiben

Fig. 5.

Bildung des neuen Kernapparates (Zeichenerklärung wie in Textfig. 3).

zwei Mikronuklei zurück, so findet nur die Zellteilung statt und die mit einem Mikronukleus und mehreren Chromatinkörpern versehene Zelle bildet — wie wir sehen werden — durch zwei Teilschritte den neuen Kernapparat für zwei weitere Zellen.

Eine Darstellung aller beobachteten Fälle in diesem Abschnitte des Reorganisationsprozesses und ihre Diskussion ist enthalten in dem Journ. of Exp. Zool., Bd. 17, 1914 unter dem Titel „A normal periodic nuclear reorganization" without cell fusion in *Paramaecium*".

III. Abschnitt.

Reorganisation des Kernapparates.

Die mit einem Mikronukleus versehene Zelle schreitet jetzt zur Bildung des neuen Kernapparates, der Mikronukleus teilt sich und die beiden Mikronuklei bilden in dem nächsten Teilschritt je eine Makronukleusanlage und je einen neuen Mikronukleus. Die Zelle hat also jetzt zwei Mikronuklei und zwei Makronukleus-

anlagen. Diese liegen gewöhnlich nebeneinander, können aber in späteren Stadien untereinander liegen und entfernen sich in die zwei Hälften der sehr breit gewordenen Zelle. Jetzt erfolgt die erste Rekonstruktionsteilung, nachdem jeder Mikronukleus eine Teilungsspindel gebildet hat; damit bildet sich je ein normales *Paramaecium aurelia* mit zwei Mikronuklei und einer Makronukleusanlage. Diese wächst schnell heran, und gleichzeitig mit ihrem Wachstum findet eine Auflösung der Chromatinkörper statt, die immer mehr an die Oberfläche der Zelle rücken und staubartiger

Fig. 6.

Wiederherstellung des normalen *Paramaecium aurelia*. (Zeichenerklärung wie in Textfig. 3).

werden. Die Zellen teilen sich recht schnell hintereinander; jede Tochterzelle befreit die Mutterzelle von den alten Chromatinresten, so dass schließlich in jeder jungen Zelle sich drei, vier, fünf oder mehr Chromatinkörper befinden, zwei Mikronuklei, und ein junger sehr schlanker Makronukleus mit feinen Chromatingranulationen. Die Reorganisation des Kernapparates ist vollendet.

Alle sechs Linien von *Paramaecium aurelia* und zahlreiche Abzweigungen zeigten in regelmäßig wiederkehrenden Abständen diese Reorganisation. Ihre morphologischen Charaktere waren bis auf geringe Abweichungen dieselben in allen fünfundzwanzig beobachteten Fällen, stets traten die geschilderten Abschnitte in dem Prozess auf, mitunter aber waren die Veränderungen des Makronukleus denen des Mikronukleus vorausgeeilt und umgekehrt. Nicht allein hatte die ganze Linie AE mit allen für diese Experimente von ihr abgezweigten Linien diesen Prozess, sondern die Hauptkultur I hatte schon z. B. bei der 426., 452., 866., 910., 1201., 1452., 1498., 1521., 1755., 1827., 2056., 2256. u. s. w. Generation die gleiche Reorganisation erfahren. Dieselben morphologischen Erscheinungen

kamen in der Hauptkultur I zur Beobachtung, deren gesetzmäßigen Verlauf und regelmäßige Wiederkehr wir durch tägliche cytologische Beobachtungen der Linien Æ I—VI in Einzelkulturen festlegen können.

Diese Reorganisation ist also kein Prozess, der erst nach langer Aufzucht als Alters- oder Degenerationserscheinung auftritt, denn die Kultur hatte sie schon, wie Präparate, die im Verlauf der siebenjährigen Aufzucht gemacht wurden, zeigten. Diese Reorganisation ist auch kein Prozess, der nur der *Paramaecium aurelia*-Kultur I, die Woodruff 1907 isolierte, zukommt, eine andere Linie B, die in den Jahren 1912—1913 beobachtet wurde, den gleichen Aufzuchtsbedingungen wie den für Linie Æ geschilderten unterworfen war und aus Spreekanalwasser in Berlin am 8. November 1912 isoliert wurde, zeigte am 17. März 1913 diese Reorganisation auch.

R. Hertwig beschreibt kurz 1889 (p. 224 u. 225) in seinem umfassenden Werk „Über die Konjugation der Infusorien" Massenkulturen von *Paramaecium aurelia*, in denen er keine Konjugation entdecken konnte, zweierlei Veränderungen des Kernapparates, die nach seiner Beschreibung zu schließen zum Teil mit den Reorganisationsvorgängen der Zelle, wie wir sie geschildert haben, identisch sind.

„Die zuerst eintretenden Veränderungen besitzen kein Analogon in den Vorgängen einer normalen Entwickelung. Wahrscheinlich zerfällt der Hauptkern erst in größere, dann in kleinere Stücke, ohne das regelmäßige Auswachsen in größere und dann kleinere Stücke, welches im Lauf der geschlechtlichen Entwickelung der Paramaecien eintritt. Ich fand bald zwei bald vier Nebenkerne, entweder in Form der ruhenden Kerne oder häufiger in Form von Spindeln, wie ich sie sonst nicht beobachtet habe."

Hertwig glaubt, dass diese besprochenen Kernmetamorphosen mit einer Herstellung des normalen Zustandes enden. Die andere Reihe der Veränderungen besteht nach ihm (p. 225) in folgender Umwandlung der Paramaecien in

„Tiere mit vergrößerten Nebenkernen, mit Sichelkernen mit zwei, vier und acht Spindeln, Tiere, bei denen die Teilung in die Haupt- und Nebenkernanlagen vollzogen war."

Diese Veränderungen können mit Sicherheit nach Hertwig als Parthenogenesis gedeutet werden, sie sind nach ihm ein „Akt der Selbsthilfe" (p. 226).

Aus der Beschreibung unserer Experimente geht hervor, dass Hertwig einige isolierte Stadien des von uns vollständig aufgedeckten Reorganisationsprozesses, untermischt mit Teilungsstadien, gesehen, dass er aber nicht den chronologischen Zusammenhang der Stadien wegen der von ihm angewandten Methode aufdecken

und sie nicht mit dem Auftreten der Rhythmen in Verbindung bringen konnte.

Drei *Aurelia*-Stämme zeigten also unabhängig den gleichen Prozess. Doch auch dem *Paramaecium caudatum* kommt er zu. Doflein 1907 p. 2 bildet ein abnormes Konjugationspaar ab, der eine linke Konjugant hat genau das Aussehen eines *Paramaecium*, das in der dritten Periode seines Reorganisationsprozesses ist. Vier Makronukleusanlagen — die Mikronuklei sind nicht gezeichnet — und viele Chromatinkörper erfüllen die Zelle. Der rechte Konjugant hat einen normalen Kernapparat, kein Anzeichen der Konjugation ist zu sehen; er ist eine vegetative *Paramaecium*-Zelle, die mit einer anderen verklebt ist. Der Prozess — und wir haben unsere Untersuchungen auch auf *Paramaecium caudatum* ausgedehnt und werden später darauf zurückkommen — ist eine Erscheinung, die bei zwei beobachteten *Paramaecium*-Spezies auftritt. Seine Deutung ist gegeben.

Der im vorhergehenden besprochene, merkwürdige Prozess kann keine Konjugation sein, da durch die Aufzuchtsmethode das Auftreten einer solchen ausgeschlossen ist. Er geht in einer einzigen Zelle vor sich und hat auffallende Ähnlichkeit mit den Vorgängen bei der Konjugation. Gleich sind der Zerfall des alten Makronukleus; die Entstehung von acht Mikronuklei; ihr Schwund bis auf einen oder zwei; die Bildung von vier Tochter-Mikronuklei, von denen zwei zu Makronukleusanlagen werden. (Wir folgen nach unseren Beobachtungen über die normale Konjugation in Zweiglinien der Kultur I am 7. Dezember 1913, der Angabe von Maupas 1889, p. 221, 222 und Hertwig 1889, p. 57 über die Entstehung von zwei Makronukleusanlagen). Die Herstellung des normalen Zustandes kommt nach der Konjugation und der Reorganisation durch Teilungen zustande, bei beiden Erscheinungen können die Trümmer des alten Makronukleus noch nach der vierten Zellteilung (Maupas 1889, p. 225, 226, 227) vorhanden sein.

Abweichend sind das Fehlen der Makronukleusschlingen, die dem Zerfall des Makronukleus vorausgehen, die Unterdrückung einer Teilung, die den Stationär- und Wanderkern bildet, die Bildung eines Synkaryons. In dem von uns hier beschriebenen Prozess findet keine Kernverschmelzung statt.

Die Bildung von acht Mikronuklei ist wohl in Analogie mit anderen Infusorien (Anoplophrya, Chilodon, Carchesium, Didinium) als sogenannte Reduktionsteilung — nach den heute herrschenden Ansichten — aufzufassen. Die nach der Zerstörung des alten Makronukleus auftretende Neubildung des gesamten Nukleararapparates ist zweifellos der Ausdruck einer Entwickelungserregung in der *Paramaecium*-Zelle, die Hertwig auf Grund weniger isolierter Beobachtungen als parthenogenetisch auffasste. Unsere Befunde lassen

eine andere Deutung zu, die wir an einer anderen Stelle (Journ. of Exp. Zool. Vol. 17, 1914) veröffentlichen.

Woodruff vermutete, als er (1908, p. 526) die Zertrümmerung der Makronukleus sah, dass vielleicht eine Autogamie vorliegen könnte. Unsere Untersuchungen gaben dieser Annahme keine weitere Stütze. Dieser Prozess ist aber auch keine Parthenogenese in dem Sinne, wie Calkins 1902, p. 170 es meinte, als er durch Stimuli die gesunkene Teilungsrate wieder heben konnte.

Diese Parthenogenese hier ist ein Sexualakt.

In diesem kurzen Bericht soll nicht auf die fundamentale Wichtigkeit der von uns beschriebenen Tatsachen eingegangen werden. Nur das eine wollen wir gleich hier festlegen, ehe unsere durch Zeichnungen und Photographien aus unserem ganzen Material gewonnenen Erfahrungen erscheinen. Alle Schlüsse über die Bedeutung von Variationen in langgeführten Kulturen, die ohne Einfluss eines Sexualaktes bei Paramaecien aufgetreten sein sollen, erfordern eine Neuuntersuchung (Calkins 1913, Jennings 1913, Jollos 1913), ob auch nicht diese Linien derartige Regulationen zeigen.

Da auch von Erdmann 1913 eine Regulation bei einer fakultativ apogam gemachten *Amoeba diploidea* beschrieben, so liegt es nahe zu glauben, dass auch alle jenen pathogenen (Trypanosomen) und nichtpathogenen Protozoenformen, bei denen eine Kopulation nicht beobachtet werden konnte, eine Autogamie mit und ohne Cystenbildung fehlt, vielleicht Reorganisationen ähnlicher Art zeigen werden, die nur durch eine tägliche cytologische Beobachtung der nacheinander entstehenden Generationen aufgedeckt werden können.

Zum Schluss fassen wir noch einmal unsere Ergebnisse kurz zusammen:

1. Die Rhythmen in der Teilungsrate von *Paramaecium* sind der physiologische Ausdruck von tiefgreifenden Veränderungen des gesamten Kernapparates.

2. Diese periodisch auftretenden Erscheinungen führen zur Bildung eines neuen Kernapparates der Zelle, der nach einer Reihe gesetzmäßiger morphologischer Veränderungen — Zerstörung des alten Makronukleus, Vielteilung der Mikronuklei, Bildung neuer Makronukleusanlagen — erscheint.

3. Diese Reorganisation des Kernapparates hat Ähnlichkeit mit den Veränderungen, die bei der Konjugation auftreten. Doch findet bei dieser Reorganisation keine Zellverschmelzung statt.

Literatur.

Baitsell, G. A. 1914. Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. II. A study of the so-called life cycle in *Oxytricha fallax* and *Pleurotricha lanceolata*. Journ. Exper. Zoology, XVI, 211.

Buschkiel, A. L. 1911. Beiträge zur Kenntnis des *Ichthyophthirius multifiliis*. Arch. f. Protistenk., XXI, 61.

Calkins, G. N. 1902. Studies on the life history of Protozoa. I. The life cycle of *Paramaecium caudatum*. Arch. f. Entw., XV, 141.

Calkins, G. N., and Gregory, L. H. 1913. Variations in the progeny of a single exconjugant of *Paramaecium caudatum*. Journ. Exper. Zoology, XV, 467.

Collin, B. 1909. La Conjugaison, d'*Anoplophrya branchiarum*. Arch. d. Zool. Expér. et gén., Ser. V, T. 1, 345.

Doflein, F. 1907. Beobachtungen und Ideen über die Konjugation der Infusorien. Sitz. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München.

Enriques, P. 1908. Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Arch. f. Protistenk., XII, 213.

Erdmann, Rh. 1908. Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. der Anat. u. Entwickelungsgeschichte, XVIII, 844.

Erdmann, Rh. 1913. Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei *Amoeba diploidea*. Arch. f. Protistenk., XXIX, 84.

Gregory, L. H. 1909. Observations on the life history of *Tillina magna*. Journ. Exper. Zool., VI, 383.

Hartmann, M. 1909. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk., XIV, 264.

Hertwig, R. 1889. Über die Konjugation der Infusorien. Abh. der k. bayer. Akad. der Wiss. II. Cl., XVII, 74.

Jennings, H. S. 1913. The effect of conjugation in *Paramaecium*. Journ. Exper. Zoology, XIV, 279.

Jollos, V. 1913. Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl., XXXIII.

Lühe, M. 1902. Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schrift. physik. ökon. Ges. Königsberg.

Maupas, E. 1889. La rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. d. zool. expér. et gén., (2) VII, 149.

Neresheimer, E. 1908. Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius*. Ber. d. K. K. biol. Versuchsstation, München, I.

Popoff, M. 1908. Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum*. Zeitschr. f. wiss Zool, LXXXIX, 478.

Prandtl, H. 1906. Die Konjugation von *Didinium nasutum*. Arch. f. Protistenk., VII, 229.

Woodruff, L. L. 1905. An experimental study on the life history of hypotrichous Infusoria. Journ. Exper. Zool., II, 585.

— 1908. The life cycle of *Paramaecium* when subjected to a varied environment. Amer. Naturalist, XLII, 526.

— 1911. Two thousand generations of *Paramaecium*. Arch. f Protistenk., XXI, 263.

Woodruff, L. L., and Baitsell, G. A. 1911. Rhythms in the reproductive activity of Infusoria. Journ. Exper. Zoology, XI, 339.

Woodruff, L. L., and Erdmann, Rh. 1914. Complete periodic nuclear reorganization without cell fusion in a pedigreed race of *Paramaecium*. Proc. Society for Exper. Biology and Medicine, XI, Feb. 18, 1914.

Woodruff, L. L. 1914. So-called conjugating and non-conjugating races of *Paramaecium*. Journ. Exper. Zool., XVI, 237.

Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion.

II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken.

Von Dr. W. Baunacke.
I. Assistent am Zoologischen Institut Greifswald.

(Mit 7 Figuren.)

(Schluss.)

Noch hätten wir nun zu untersuchen, ob nicht die chemischen Sinne des Tieres irgendwie zu dessen Orientierung unter Waaser beitragen. Dazu bedarf es aber einer entsprechenden Reizquelle, d. h. einer solchen, die auch richtende Wirkung auszuüben vermag. Die wäre indessen vielleicht gegeben in der Verstärkung der Konzentration des im Wasser gelösten Sauerstoffes nach dem Wasserspiegel hin, wenn auch die Differenzen zwischen unteren und oberen Schichten bei so relativ geringen Wassermassen, wie sie hier für uns in Betracht kommen, verschwindend geringe sein müssen. Das Versuchstier würde also, unter Wasser gebracht, vielleicht dem nach obenhin zunehmenden Gehalt des Wassers an gelöstem Sauerstoff nachkriechen können, um dem Erstickungstode im Wasser zu entgehen. Haben wir schon oben gesehen, dass die Tiere ihren Weg z. T. auch aus Erdöl, Paraffinum liquidum u. a. Substanzen prompt nach oben finden, so zeigt uns der folgende Versuch, dass jene Vermutung tatsächlich hinfällig ist.

Bringen wir nämlich eine Anzahl heiler und auch unvollkommen geköpfter Individuen von *Limax agrestis* in dem von Deibel (1910, p. 29) beschriebenen Apparat in stundenlang ausgekochtes sauerstoffreies Wasser, über dem dann im festverschlossenen Kolben eine Stickstoffatmosphäre lagert, so kriechen die Tiere dennoch nach oben. Und zwar erfolgt unter diesen Bedingungen (der Versuch wurde häufig wiederholt) die negativ-geotaktische Reaktion auffallend rasch und exakt. Die Tiere kriechen aus dem Wasser heraus in die Stickstoffatmosphäre, wo sie absterben, wenn man sie nicht zuvor befreit. Wieder ins Wasser zurückgespült, kriechen sie von neuem aus diesem heraus empor, so lange sie nur noch lebensfähig genug sind. Die Bedingungen, wie sie in diesem Versuche gegeben sind, schließen aber eine nach dem Wasserspiegel hin sich verstärkende Sauerstoffkonzentration aus, da einmal das Wasser und ferner auch die über ihm lagernde Atmosphäre frei sind und auch frei gehalten werden von atembarem, chemisch nicht gebundenem Sauerstoff, der sich im Wasser lösen könnte. Wie ich oben bereits kurz andeutete, zeigen sich die Tiere aber auch in nicht atembaren reinen Gasen (z. B. Wasserstoff) negativ-geotaktisch. In einem um eine Querachse schaukelbaren Glaszylinder, durch den lange Zeit Wasserstoff geleitet wurde, schlagen *Limax agrestis* und *Arion hortensis*, mit denen in diesem Falle

experimentiert wurde, stets den jeweiligen Weg nach oben ein. Auch hier kann natürlich von einer Mitwirkung der Lösungskonzentration atembaren Sauerstoffs bei der Orientierung nicht die Rede sein. Ein anderes chemisches Moment, das adäquate Reize für die rezipierenden Organe des Geschmack- resp. Geruchsinnes abgeben und orientierend wirken könnte, kommt aber nicht in Frage. Also scheiden auch die chemischen Sinne als Vermittler dieses Orientierungsvermögens in negativ-geotaktischer Richtung aus der Reihe der in Betracht kommenden Faktoren aus.

Wenn es also weder der Lichtsinn, noch eine der zahlreichen von uns bisher betrachteten Modifikationen des Tastsinnes noch auch ein chemischer Sinn sein können, welche diese Orientierung vermitteln, so bleiben nur noch zwei Möglichkeiten übrig, nämlich einmal die m. E. von vornherein unwahrscheinliche, dass eine solche Orientierung auch antityp, also ohne Vermittlung von Nerven und Sinnesorganen, vor sich gehen kann, ferner aber, dass die jenen Reflex auslösenden Impulse von den Statocysten der Tiere ausgehen. Damit kommen wir zu Versuchen, die wir an vollständig dekapitierten Tieren sehr oft stets mit dem gleichen Erfolge wiederholt haben.

Wir sahen schon oben, dass den Exemplaren von *Limax agrestis*, die wir unvollkommen dekapitiert, d. h. denen wir den Kopf nur bis dicht zum Ganglienring hin amputiert hatten, die negativ-geotaktische Reaktionsfähigkeit erhalten blieb. Ja, ein so behandeltes Exemplar derselben Schnecke kroch über Nacht aus einem wassergefüllten Gefäß, in das es versenkt worden war, heraus, ein Stück Wegs über den Tisch hinweg und an einem Terrarium empor, an dessen innerem oberen Rande es sich ein feuchtes Ruheplätzchen gesucht hatte. Wenn also nur der Ganglienring und gleichzeitig mit ihm die Statocysten am Körper verbleiben, so wird das Orientierungsvermögen der Tiere in negativ-geotaktischer Richtung keineswegs gestört. Wenn wir hingegen unseren Versuchstieren den Kopf mit dem Schlundring abnehmen, d. h. den trennenden Schnitt etwa am Vorderrande des Mantels so durch den gestreckten Körper führen, dass der ganze Ganglienring nebst den ihm eng anliegenden Statocysten mit dem Kopfe vom Körper entfernt wird, so bleiben zwar die lokomotorischen Wellen der Sohle, sowie ein gewisses Lokomotionsvermögen des restierenden Körpers erhalten, allein die negativ-geotaktischen Reaktionen fallen aus. Auch scheint die Sohle die Fähigkeit der Ausbreitung auf der zu bekriechenden Fläche mit Amputation des Ganglienringes einzubüßen, denn sie erscheint stark verschmälert und unfähig fester Adhäsion am Substrat. Künkel (1903) glaubt, diese Verschmälerung, die er bei ähnlichen Versuchen an der Sohle beobachtete, auf mangelnde

Schwellbarkeit infolge des starken Blutverlustes beim Durchschneiden des Körpers zurückführen zu müssen. Indessen verharrt die Sohle an dem Körperabschnitte, dem bei der Teilung der Schlundring zufiel, in ihrer Breite und normalen Lokomotionsfähigkeit, obwohl hier doch Schnittwunde und Blutverlust dieselben sind. Und so ist wohl der Verlust der Ganglien um so eher als Grund für diese Verschmälerung der Sohle zu betrachten, als wir am geköpften Körper auch ein leichtes Umfallen, wie überhaupt eine starke Verlangsamung und Unsicherheit der Lokomotion in diesem Zustande erkennen. Anders als die kopflosen Körper, deren einer in einer Minute seine eigene Länge zurücklegte, verhalten sich die amputierten Köpfe, bei denen Ganglien und Statocysten verblieben. Wir sahen schon oben, dass die vordere Hälfte einer *Limax agrestis* L., sowohl auf der Schaukel wie auch sonst, ganz so, wie wir das von normalen Tieren kennen, reagierte. Aber auch nicht zu dicht hinter dem Ganglienring vom Körper getrennte Köpfe zeigen unter Wasser noch deutlich negativ-geotaktische Tendenz und ein relativ wenig beeinträchtigtes Lokomotionsvermögen. So kroch ein abgeschnittener Kopf vom Boden eines 1,5 cm hohen mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Glasschälchens noch bis in halbe Höhe der lotrechten Wandung empor. In jedem Falle aber behält stets nur derjenige Körperabschnitt ein unverkennbares Orientierungsvermögen in negativ-geotaktischer Richtung bei, dem nach Durchtrennung des Tieres der Schlundring mit den Statocysten verblieb. Dem der Ganglien und Statocysten beraubten Körperrest aber geht, und sei er noch so groß und noch so gut zur Lokomotion befähigt, jenes ganz und gar ab.

Die solchen Versuchen folgende Sektion der betreffenden Körperabschnitte bestätigte diesen Befund in allen Fällen.

Der Verbleib der Ganglien und der unmittelbar mit ihnen verbundenen Statocysten an diesem oder jenem Teile des durchschnittenen Körpers ist also von ausschlaggebender Bedeutung für die Erhaltung des Orientierungsvermögens.

Daraus geht aber zugleich auch hervor, dass die negativ-geotaktischen Reaktionen sich nur antikinetisch, also nur durch Vermittlung der Ganglien, vollziehen können.

Zur Auslösung solcher Reflexe gehören aber neben dem reizumformenden Zentralorgan insbesondere reizrezipierende, also Sinnesorgane, die ihre adäquaten Reize im vorliegenden Falle, wo es sich um gerichtete Bewegungen handelt, von einer richtenden Kraft empfangen müssen. Organe solcher Art aber sind neben denen, die wir bereits experimentell ausgeschaltet haben, auch vor allem die Statocysten der Tiere, die, den Pedalganglien aufliegend und

vom Hirn aus innerviert, ihre richtenden Reize der überall und jederzeit wirksamen Beschleunigung der Erdschwere verdanken und in jeder Körperlage die Lotrechte als Richtungskonstante fixieren, auch unter Bedingungen, wo, wie wir sahen, alle anderen uns bekannten Sinne versagen müssen. Und so erscheint es wohl sicher, dass es von ihnen ausgehende Impulse sind, welche die negativ-geotaktisch gerichteten Bewegungen der Versuchstiere bewirken, Reaktionen, welche mit der Entfernung dieser Organe und der eng mit ihnen verbundenen Ganglien, wie wir oben sahen, ausfallen.

Wir hatten weiterhin aber auch neben jenem negativ-geotaktischen einen Umdrehreflex, eine reflektorische Selbstwendung der Tiere beobachtet und gesehen, dass ein auf den Rücken geworfenes Tier (vgl. Fig. 1) immer zuerst den die Statocysten beherbergenden und die Lokomotion einleitenden oralen Körperabschnitt, den Kopf also, in die Normallage dreht und dann erst im Vorwärtskriechen die übrige Masse des Körpers allmählich nachzieht. Wir hatten auch konstatiert, dass dieser Reflex sich unter völligem Lichtabschluss noch ebenso wie bei diffusem Licht oder einseitigem Lichteinfall vollzog, Lichtreize also keinerlei Anteil an seiner Auslösung haben konnten. Wir hatten ferner auch schon festgestellt, dass dieser Umdrehreflex ebensowohl unter Wasser wie an der Luft zu beobachten ist. Lassen wir aber unsere Versuchstiere in einer spezifisch gleichschweren Zuckerlösung schweben, wobei wir nur darauf achten müssen, dass nicht etwa in der Lungenhöhle eingeschlossene Luftmengen die Tiere mechanisch, also ganz passiv in einer der Normallage ähnlichen stabilen Gleichgewichtslage erhalten, sondern dass vielmehr die Tiere wagerecht ausgestreckt schwebend im indifferenten Gleichgewicht verharren, so oft man sie auch dreht und wendet, so zeigt sich das Folgende: Wir mögen die frei in der Lösung schwebenden Tiere durch vorsichtige Bewegungen des Mediums in diese oder jene Verkehrt- oder Seitenlage bringen, so oft uns das gefällt, immer erfolgt prompt sogleich die Kopfdrehung in die Normallage. Und zwar windet sich das ganze Tier hier schließlich fast schraubenähnlich, wenn wir es immer von neuem in seine vorherige Verkehrtlage zurückzubringen suchen. Der Umdrehreflex erfolgt also auch dann, wenn die Wirkung der Schwere auf den Körper als Ganzes durch das gleichdichte Medium aufgehoben wird. Äußere und innere Berührungsreize (Muskelsinn!) kommen also für die Auslösung des Umdrehreflexes nicht in Frage, weil unter den Bedingungen, wie sie in jenem Experiment gegeben sind, entsprechende Reize mit richtender Wirkung wegfallen. Einmal sind die Berührungsreize des Tieres mit der Flüssigkeit allseitig die gleichen, für den Muskelsinn aber fehlt die richtende Kraft, die Schwere. Auch vom hydrostatischen Druck als reizerzeugender

Kraft können wir ebenso wie von etwaigen chemischen Reizen ohne weiteres absehen, da jener Umdrehreflex ja ebensowohl in Luft und Wasser, wie auch in diversen anderen Gasen und Flüssigkeiten erfolgt.

Bei völliger Dunkelheit im gleichdichten Medium schwebend, unter Ausschaltung jedweder richtender Einflüsse äußerer Kräfte, d. h. also unter Bedingungen, wie sie unser Versuch bot, vermag das Tier dennoch die Umdrehreaktion, dennoch bestimmt gerichtete Bewegungen auszuführen und damit eine bestimmte Lage im Raum einzunehmen und innezuhalten, so oft es diese, äußerem Zwange folgend, vorübergehend hatte aufgeben müssen. Wie ist das aber möglich? Nur dadurch, dass im Körperinnern — unberührt durch die Aufhebung der Schwerkraftwirkung für den Körper als Ganzes im Medium der gleichen Dichte — im Hohlraume der Statocysten, da, wo in spezifisch leichter Statolymphe die spezifisch schweren Statokonien unberührt von äußeren Einflüssen dem Gesetze der Schwerkraft folgen und, nach unten sinkend, richtende Reize hervorbringen. Also die Statocysten vermitteln auch hier das Orientierungsvermögen, die Fähigkeit der Tiere, aus Verkehrtlage in Normallage umzuwenden. Von ihnen ausgehende Impulse lösen also, wie es scheint, auch jenen Umkehrreflex aus.

Machen wir, wie oben bei der negativ-geotaktischen Reaktion unserer Versuchstiere, auch hier die Probe aufs Exempel!

Bringen wir ein in der schon oben (p. 378) beschriebenen Weise unvollkommen dekapitiertes *Limax*-Exemplar, sei es in jener gleichdichten Zuckerlösung, sei es im Trockenen, in Rückenlage, so wendet es sich, wie sonst, aus der Verkehrtlage in die normale Kriechlage um. Schneiden wir indessen ein heiles oder wie vorstehend behandeltes Tier in zwei gleiche Hälften, die wir in Rückenlage wälzen, so bleiben beide Teile zwar lokomotionsfähig (vgl. o. p. 377), aber nur die vordere Hälfte führt prompt den Umdrehreflex aus, so oft wir sie in Verkehrtlage bringen. Die hintere Hälfte bleibt, in Verkehrt- oder Seitenlage gebracht, völlig indifferent liegen und macht nicht den leisesten Versuch zur Aufrichtung in Normallage, ob auch die lokomotorischen Kontraktionswellen nach wie vor über ihre Sohlenfläche dahinziehen. Nur, wenn wir sie aufrichten, bewegt sie sich auf geeignetem Substrat automatisch vorwärts. Trennen wir schließlich die Köpfe mehrerer Tiere so von deren Körper, dass ihnen Ganglien und Statocysten eben noch mit zufallen, so versuchen solche Ganglien und Statocysten bergenden Köpfe, in Verkehrt- oder Seitenlage gelegt, sogleich, sich wieder aufzurichten. Wohl gelingt es nur hin und wieder einmal dem oder jenem von ihnen, den Umdrehreflex (dessen Ausführung natürlich durch die arge Verstümmelung der Kriechsohle fast unmöglich

wird) zu vollendeter Ausführung zu bringen und auch wirklich die Normallage wieder zu erreichen, im allgemeinen aber gelingt das um so sicherer, je größer die Fläche der Kriechsohle ist, über die der amputierte Kopf noch verfügt.

Die Tendenz zur Selbstwendung aber tritt an den Bewegungen solcher Köpfe stets deutlich und scharf hervor, während der restierende Körper auch hier völlig indifferent in der Lage verbleibt, in die man ihn brachte, wenn er nicht etwa passiv auf die Seite sinkt.

Also auch der Umdrehreflex, d. h. die reflektorische Selbstwendung der Tiere, erscheint an Ganglien und Statocysten gebunden und geht dem Teile des Körpers bei der Teilung verloren, der diese Organe einbüßte. Wenn aber dem entgegen gehalten werden könnte, dass ja auch die bekannte charakteristische Selbstwendungsreaktion der Asteriden offenbar keine geotropische Reizwirkung darstellen kann (cf. Kafka, 1913, p. 64), weil sich die Tiere sogar dann umkehren, wenn sie in der Ventrallage frei suspendiert werden, die Reaktion somit vielmehr lediglich auf positive Thigmotaxis zurückzuführen ist, so sehen wir, dass bezüglich der hier untersuchten Form (*Limax agrestis*) eine solche Vermutung hinfällig sein muss. Einmal beobachteten wir nämlich schon gelegentlich unserer früheren Untersuchungen (1913, p. 439), dass eine mit dem Rücken einem rauhen Kartonblatt anklebende und so in Normallage (= Ventrallage) gehobene *Limax* sich nicht der über ihr befindlichen Kartonplatte zuwendet, so lange sie diese nicht zufällig mit der Sohle berührte, sondern den der Fühler und Augen beraubten Kopf positiv-geotaktisch krümmt, bis sie herabfällt. Ferner aber unterbleibt die Umdrehreaktion bei heilen Tieren sowohl, wie bei unvollkommen dekapitierten dann, wenn wir sie im gleichdichten Medium in Normallage schweben lassen und sie nicht künstlich durch Bewegung der Flüssigkeit in Seiten- resp. Verkehrtlage brachten, wie das oben (p. 382) geschah. In solcher Situation bemerken wir am Versuchstier wohl öfter, ganz so wie bei Benutzung der Kartonplatte, eine positiv-geotaktische Krümmung des Vorderleibes nach unten, welche infolge der dadurch bedingten Veränderung der Massenverteilung zu einer Kippung des Tieres führen muss, im übrigen aber nicht mit der so charakteristischen Selbstwendung zu verwechseln ist.

So sind es in der Tat wohl auch in diesem Falle nur die Statocysten, welchen jener statische Reflex, der hier als Umdrehreflex in Erscheinung trat, seinen Ursprung verdankt.

Unser allerdings recht umständlicher Weg der Untersuchung führte uns somit zur Erkenntnis eines augenscheinlich unmittelbaren Zusammenhangs zwischen Statocysten und Schlundring auf der einen und negativ-geotaktischem, bezw. Umdrehreflex auf der anderen Seite. Schon oben aber bemerkte ich, dass der andere

kürzere und im Falle des Gelingens physiologisch allerdings wohl einwandfreiere Weg, nämlich die Statocysten zu exstirpieren und ihren Anteil an den besprochenen Reaktionen am event. Ausfall derselben zu erweisen, ungangbar ist. Es ist bekannt, dass die Statocysten unserer Pulmonaten tief im Körperinnern verborgen den Pedalganglien aufliegen und vom Cerebralganglion aus innerviert werden. Ihre Verbindung mit letzterem, d. h. der Nervus staticus, wäre also, um sie auszuschalten, lediglich zu durchschneiden. Wer die Verhältnisse kennt, wird zugeben, dass solches Unterfangen von vornherein aussichtslos erscheint und selbst im Falle des Gelingens das Tier doch so geschädigt werden muss, dass nicht daran zu denken ist, sichere Schlüsse aus seinen Reaktionen zu ziehen. Was aber eine solche Operation vollends unmöglich macht, ist der stete Wechsel in der Lage des ganzen Ganglienringes je nach dem Grade der Kontraktion oder aber der Hervorstülpung von Schnauze und Schlund des Versuchstieres. Bewirkt doch schon jede leise Verletzung nicht nur eine überaus störende starke Schleimabsonderung, sondern auch eine mit der starken Kontraktion Hand in Hand gehende Verschiebung des ganzen Schlundkopfes bald hierhin bald dahin, die es ganz unmöglich macht, die einem Erfolg versprechenden operativen Eingriffe günstigste Stelle zu bestimmen und festzuhalten. Nach dem Scheitern aller dahin zielenden Versuche gab ich darum schließlich diesen Weg auf, und das um so eher, da ja die oben beschriebene vollständige Dekapitation ihrem Erfolge nach der Statocystenexstirpation gleichkommen muss.

Ganglien und Statocysten allein scheinen nach alledem notwendig, um dem Tiere ein Orientierungsvermögen im oben dargetanen Sinne zu vermitteln. In deren Besitz nur vermag es bestimmt gerichtete Bewegungen auszuführen und den Körper aus Verkehrtlage in die normale Kriechlage umzuwenden. Die Statocysten also treten uns auch hier als Sinnesorgane entgegen, welche unter bestimmten Verhältnissen die motorischen Erfolgsorgane in bestimmter Weise in ihrer Wirkung beeinflussen. Ob ihnen hier auch unter normalen Bedingungen bei der Bewegung eine regulatorische Funktion, d. h. ein Einfluss auf den Tonus der Körpermuskulatur zukommt, soll uns hier nicht weiter beschäftigen. Ihre Beteiligung an den von uns betrachteten Reaktionen vorausgesetzt, würden sie die motorischen Erfolgsorgane dahin beeinflussen, dass aus deren Tätigkeit das eine Mal die verloren gegangene Normallage (Umdrehreflex!), das andere Mal aber eine bestimmt gerichtete Fluchtbewegung (negativ-geotaktischer Reflex!) resultiert. Weder der negativ-geotaktische Fluchtreflex noch der Umdrehreflex können aber antitype Reaktionen sein, weil sie mit dem Verluste der Statocysten und Ganglien ausfallen. Unsere früheren Untersuchungen (cf. 1913, p. 440) zeigten uns schon — und diese neueren bestätigen

es —, dass wir für den Umdrehreflex das Freistehen der Kriechsohle als auslösenden Reiz, als Hemmung aber deren Kontakt mit einem irgendwie im Raume gelegenen Substrat betrachten müssen, dass die negativ-geotaktische Fluchtreaktion aber ausgelöst wird durch eintretende Atemnot und gehemmt durch Befriedigung der respiratorischen Bedürfnisse. Dass im letzteren Falle tatsächlich nur Atemnot als auslösender Faktor in Betracht kommen kann, geht schon daraus hervor, dass unsere Lungenschnecken nicht nur im Wasser, sondern auch in nicht atembaren Gasen (z. B. Wasserstoff) negativ-geotaktische Bewegungen ausführen. Ja, sie tun das schon, wenn man sie im luftgefüllten, luftdicht verschlossenen Zylinderglase gefangen hält. Hier suchen sie, sobald der Sauerstoffmangel fühlbar wird, immer von neuem die höchste Stelle auf, wie man den Zylinder auch umkippen mag. Bei allen Versuchen dieser Art erfolgen die negativ-geotaktischen Reaktionen um so präziser, je sauerstoffärmer das umgebende Medium ist und je mehr sich das Atembedürfnis geltend macht.

Die Statocyste ist nach Simroth (cf. 3. Bd., p. 205) das einzige Sinnesorgan, das fast unverändert durch die Reihe der Pulmonaten hindurchgeht, und so dürfen wir auch wohl erwarten, dass Reflexe ähnlich den von uns oben als statische charakterisierten in der Tat eine weite Verbreitung bei diesen Tieren finden und von großer biologischer Bedeutung für sie sein müssen. Und tatsächlich zeigt uns eine genauere Beobachtung der Lebensweise schon bei unseren bekannten einheimischen Formen, dass bestimmt gerichtete Bewegungen im Leben dieser, aber auch anderer Statocysten tragender Mollusken immer wiederkehren und eine recht wichtige Rolle spielen. Immer wieder aber sind es auch hier Umdrehreflexe, die das verkehrt liegende Tier in eine zur Lokomotion geeignete, sonst aber meist beliebige Lage bringen, oder aber Fluchtreflexe, die je nach den Lebensbedürfnissen der jeweiligen Form als negativ- oder positiv-geotaktisch gerichtete Bewegungen in Erscheinung treten.

So konnte im Verlaufe zahlreicher Versuche sowohl jene reflektorische Selbstwendung wie auch die negativ-geotaktische Fluchtbewegung bei allen zum Vergleich herangezogenen unbeschalten und beschalten Landlungenschnecken festgestellt werden. *Limax arborum* Bouch., *L. laevis* Müll., *Arion hortensis* Fér. und *A. empiricorum* Fér., *Arionta arbustorum* L., *Tachea hortensis* Müll., *T. nemoralis* L., *Helicogena pomatia* L., *Helix crictorum* Müll. reagierten ganz ähnlich wie die oben eingehend untersuchte *Limax agrestis* L. Inwieweit die Last des Gehäuses bei den beschalten unter diesen Formen Modifikationen jener Reflexe bedingt, habe ich bereits in der früheren Arbeit dargetan. Wenn wir uns in folgendem aber zu kurzer Betrachtung der zum Teil allbekannten und oft beschrie-

benen Lebensweise noch einiger anderer heimischer Mollusken wenden, so geschieht dies nur, um zu zeigen, dass wir den oben beschriebenen sehr ähnliche Reflexe auch bei Formen mit anders gearteter Lebensweise wiederfinden. Es wird sich zeigen, dass auch ihnen bestimmt gerichtete Bewegungen zukommen, die in einem ganz bestimmten Verhältnis zur Schwerkraftrichtung stehen.

Sehen wir uns mit Bezug hierauf zunächst einmal diejenigen unserer Lungenschnecken näher an, für die das Wasser der normale Aufenthaltsort ist, der ihnen Nahrung und Schutz bietet und in dem sich auch ihre Fortpflanzung vollzieht.

Es ist bekannt, dass der Grad der Anpassung an das Leben im Wasser bei unseren Wasserlungenschnecken ein recht verschiedener ist. *Limnaeus stagnalis* L. ist da beispielsweise weit mehr auf Luftatmung angewiesen als *Planorbis corneus* L. Und so beobachten wir, wie auch H. Walter (1906)[2]) berichtet und jedem Beobachter dieser Tiere auffallen wird, dass beide Arten in regelmäßigem Wechsel zwischen Wasserspiegel und Wassertiefe hin- und herpendeln, um dort ihrem Atembedürfnis zu genügen, hier ihrer Nahrung nachzugehen. Mit Luft beladen sind sie beide zu leicht, um sich einfach untersinken lassen zu können. Sie kriechen deshalb mit ihrem Atemvorrat stets nach unten und halten dort um so länger aus, je sauerstoffreicher das Wasser ist. Schließlich aber müssen sie doch wieder zu neuem Atmen nach oben. Zwei Mittel sind ihnen hierfür verfügbar. Sie vermögen, passiv dem Auftriebe folgend, aufzutauchen, oder aber sie kriechen geraden Wegs nach oben. Dabei kommen sie um so öfter an die Oberfläche, je wärmer und sauerstoffärmer das Wasser ist, eine Tatsache, die die Grundlage für Versuche liefert. Unter abgestandenem ca. 18° C. warmem Wasser auf die Schaukel gebracht, reagieren sie in Atemnot prompt negativ-geotaktisch, beantworten also, auf dem Schaukelbrette hinkriechend, jede Wendung desselben mit Umkehr nach oben. Auch hier also löst Atemnot jenen negativ-geotaktischen Fluchtreflex aus, ganz so wie bei den oben betrachteten Landpulmonaten (cf. 1914, Abb. 4, p. 163).

Stoßen wir draußen in freien Gewässern mit dem Käscher von Limnaeen oder Planorben besetzte Wasserpflanzen an, so beobachten wir häufig genug, dass ein Teil der Tiere, die Atemluft aus der Lungenhöhle ausstoßend, sich momentan auf den Grund des Wassers fallen lässt, während ein anderer Teil, seinen Luftvorrat festhaltend, die Pflanze loslässt und passiv hinauf zum Wasserspiegel treibt. Das mögen Schutzreflexe sein. Hier gilt es nur festzustellen, dass jenes Verhalten einen Teil der Tiere in eine Lage bringt, die von

2) Von W.'s Arbeit war mir nur das Referat im Zoolog. Jahresbericht zugänglich.

dem ohne Atemluft versunkenen Individuum ein erneutes Aufsteigen zur Atmosphäre zwecks Atemholens erfordert. Dies Ziel ist leicht erreichbar, wo aufstrebende Wasserpflanzen dem kriechenden Tiere einen gangbaren Weg bis zur Oberfläche bieten. Aber nicht alle Pflanzenstengel erreichen die Oberfläche und umgekehrt: nicht überall reichen die Pflanzendickichte von der Oberfläche hinab bis zum Grund. Wie hilft sich das Tier aus solch misslicher Lage? Schon oben sprach ich von zwei Mitteln, die dem Tiere eine Flucht nach oben ermöglichen: Neben negativ-geotaktisch gerichtetem Kriechen auch passiver Auftrieb! Und in der Tat zeigen sich die Tiere, wenn sie einen gangbaren Weg nach oben nicht finden, bekanntlich ja auch befähigt, frischem Wasser Luft genug zu passivem Auftrieb zu entnehmen. Mit anderen Worten, das Tier vermag auch unabhängig von jener negativen Geotaxis und einem sonstwie gearteten Orientierungsvermögen den Wechsel zwischen Tiefe und Wasseroberfläche rein passiv zu vollziehen. Wenn wir somit die auch hier so stark ausgeprägte negative Geotaxis auf die Wirkung der Statocysten zurückführen wollen, wann und wozu gebraucht sie das Tier?

In freiem Wasser wird ja passiver Auftrieb nach passivem Absinken stets zu erstrebtem Ziele führen. Statocystenfunktion und Geotaxis also überflüssig machen. Freies Wasser aber ist keineswegs der normale Aufenthaltsort dieser Tiere, wir finden sie ja im Gegenteil da am zahlreichsten, wo ihre Nährpflanzen am üppigsten und dichtesten gedeihen und die Wasseroberfläche kaum frei lassen. In diesen Dickichten also, wo der Auftrieb das Tier nicht vom Grunde direkt zur Oberfläche führen kann, sondern höchstens an der Unterseite der dichten und oft dicken Polster von Algen und Schwimmpflanzen antreiben lässt und wo dann sehr oft noch ein weiter beschwerlicher Weg durch jene Wirrnisse hindurch bis zum Wasserspiegel zurückzulegen bleibt, da halten sich jene und andere ihnen nahverwandte Formen ja mit Vorliebe auf. Hier auf dem Wege nach oben, der, im Gegensatz zu dem nach unten, stets so exakt wie möglich eingehalten werden muss, bedürfen die Tiere dringend der Leitung ihrer Statocysten. Und so wird es uns verständlich, dass Tiere beider Gattungen, deren Gehäuse wir durch aufgeklebte Eisenspäne so sehr beschwerten, dass sie ungeachtet der Bewegungsrichtung ihrer Träger nicht nur stets nach unten hängen, sondern diesen auch ein passives Auftreiben verbieten, sich auch in der Dunkelkammer sehr gut orientiert zeigen und ihren negativ-geotaktischen Weg sehr wohl zu finden wissen, sei es auf der Schaukel unter Wasser, sei es im dicht mit Pflanzen gefüllten Aquarium.

Der Zugreiz, den das Gehäuse auf den kriechenden Körper ausübt, darf schon deshalb nicht für diese Art der Orientierung ver-

antwortlich gemacht werden, weil derselbe unter normalen Verhältnissen jeweils anders gerichtet ist, je nachdem, ob das Tier mit Luftvorräten abwärts (Gehäuse zieht nach oben!) oder nach deren Verbrauch (Gehäuse zieht nach unten!) wieder nach oben klettert, bei Beschwerung des Gehäuses aber, wie im Experiment, stets nur nach unten gerichtet ist, ohne dass das Orientierungsvermögen Störung erleidet. Wie bei den Landpulmonaten erscheint also auch bei deren wasserbewohnenden Verwandten *Limnaeus* und *Planorbis* (es wurden auch hier verschiedene Spezies mit dem gleichen Erfolg untersucht) jener negativ-geotaktische Reflex als Fluchtreaktion vor der Erstickungsgefahr, ausgelöst durch eintretenden Mangel an atembarem Sauerstoff. Bezüglich dieser Feststellung befinden wir uns in völliger Übereinstimmung mit H. Walter (1906), der *Limnaeus elodes* Say, bei Sauerstoffmangel ebenfalls negativ-geotaktisch, bei mit Luft gefüllter Lungenhöhle aber positiv-geotaktisch fand.

Wie die oben betrachteten Landpulmonaten sind aber auch die Limnaeen und Planorben zur Selbstwendung befähigt, wenn sie auf irgendeine Weise in Verkehrtlage gerieten. Die von uns bei der Selbstwendung der Limaciden und *Arion*-Arten beobachteten Bewegungen treten hier jedoch ganz und gar zurück, denn mehr noch wie bei den Heliciden (cf. 1913, p. 443), wenn auch in anderer Weise, findet jene Reaktion hier gleichsinnige Unterstützung von seiten des Gehäuses und der in ihm geborgenen luftgefüllten Atemhöhle. Diese letztere bedeutet für ihren das Wasser bewohnenden Besitzer bekanntlich ja einen hydrostatischen Apparat mannigfachster Verwendungsmöglichkeit. Wir wissen, dass der jeweilige Zustand der Lungenhöhle das passive Auf- und Absteigen der Tiere bedingt, wir sehen aber auch, dass der Verdrängung des in ihr geborgenen Luftvolumens nach dieser oder jener Seite eine jeweils andere Gleichgewichtslage des Gehäuses wie des ganzen Tieres, entspricht. So sinkt z. B. in den weitaus meisten Fällen ein im Gehäuse geborgener *Limnaeus* nach Ausstoßung des entsprechenden Luftquantums so zu Boden, dass er dort in der Normallage, also Gehäusemündung dem Boden zugewandt, ankommt, in die er passiv zurückkehrt, so oft man ihn umzuwenden versucht. So kommt auch *Planorbis* gewöhnlich in Normallage, seltener in Seitenlage, nie aber Verkehrtlage nach passivem Absinken auf dem Grunde an. Bei beiden Formen aber gerät so in jedem Falle der hervorgestreckte Fuß sogleich in Kontakt mit dem Boden, an dem er sich vermöge seiner thigmotaktischen Tendenz rasch ausbreitet und die Lokomotion aufnimmt. Wenn umgekehrt eines dieser Tiere, sei es *Limnaeus* oder *Planorbis*, passiv zum Wasserspiegel auftaucht, kommt es dort in derselben Lage an, in der es am Grunde lag, also Gehäusemündung nach unten (bei Planorben öfter auch nach der Seite) gerichtet. So treibt es am Wasserspiegel, bis es irgendwo landet

und Kontakt mit festen Körpern gewinnt, oder es streckt den Körper aus dem Gehäuse hervor, so dass sich damit die Lungenhöhle soweit nach der Gehäusemündung hin verschiebt, dass diese zum Wasserspiegel emporgehoben wird und das Tier nicht nur ohne weiteres seine Atemöffnung an die Atmosphäre bringen kann, sondern auch unfehlbar Kontakt mit der Wasseroberfläche erhält, an der es dann bekanntlich, wie an einem festen Körper hängend, dahinkriecht. Die Lage der Atemhöhle in ihrem Verhältnis zum übrigen Körper, das, je nach Bedarf geändert, eine jeweils andere Gleichgewichtslage des Tieres bedingt, spielt also auch hier bei der Wendung aus einer zur Lokomotion ungeeigneten Lage in Kriechlage die Hauptrolle. Und so liegt es nahe, daran zu denken, dass bei diesen Wasserpulmonaten der Einfluss der Statocysten auf die motorischen Erfolgsorgane eine möglicherweise dahingehende Modifikation erlitt, dass die von ihm ausgelösten Reflexe sich nicht nur in positiver oder negativer Geotaxis des Fußes, sondern auch in der dem jeweiligen Zweck entsprechenden Kontraktion und Verlagerung der luftgefüllten Atemhöhle, bald hierhin, bald dorthin, äußern.

Können wir also mit Walter (1906) als feststehend betrachten, dass diese Tiere bei Sauerstoffmangel negativ-, sonst positiv-geotaktisch reagieren, so ist dem hinzuzufügen, dass sie sich dem Reize der Schwerkraft gegenüber indifferent verhalten und wie ihre das Land bewohnenden Verwandten in jeder Lage im Raum umherkriechen, solange ihr Respirationsbedürfnis Befriedigung findet und die Vorbedingung aktiver Lokomotion, also der Sohlenkontakt, gegeben ist. Bezüglich der Aufrichtung aus Verkehrt- in Kriechlage aber stellten wir fest, dass die bei den Landformen so stark hervortretende Tätigkeit des Fußes in seiner vorderen die Selbstwendung einleitenden Hälfte hier zurücktritt vor dem regulatorischen Einfluss der Lungenhöhle auf die Gleichgewichtslage des Körpers, die schließlich den Kontakt der Sohle mit der zu bekriechenden Fläche und damit die Einnahme der Kriechlage bewirkt. Also auch bei diesen Wasserpulmonaten erkennen wir ein wohlentwickeltes Orientierungsvermögen, das sich bei Sauerstoffmangel in negativer Geotaxis, beim Freistehen der Kriechsohle aber in einem Umdrehreflex zeigt, der, obwohl den veränderten Lebensbedingungen entsprechend anders geartet, als bei den landbewohnenden Formen, wohl kaum anders denn als Reaktion auf Schwerkraftsreize zu deuten sein dürfte.

Interessant wäre es, zu wissen, ob die Formen vom Grunde tieferer Seen, die sich ja bekanntlich ganz der Wasseratmung angepasst haben und ihre Lungenhöhle mit Wasser füllen, noch irgendwie negativ-geotaktischer Reaktion fähig sind, in sauerstoffarmes Wasser gebracht, also etwa zum Atmen an die Oberfläche kommen.

Es mag sein, dass diese Tiere, in der Anpassung ans Medium weitergehend, allmählich mehr und mehr die Lebensgewohnheiten der eigentlichen Wasserschnecken, d. h. der Prosobranchier angenommen haben. Ich muss diese Frage offen lassen, da mir entsprechendes Material nicht zur Verfügung stand und mir andererseits Angaben bezüglich der einschlägigen Verhältnisse aus der Literatur nicht bekannt sind.

Indessen wollen wir noch einen Blick auf verschiedene Vertreter der durch Kiemen atmenden Süßwassermollusken mit Rücksicht auf deren Orientierungsvermögen werfen und zusehen, ob sich bei ihren markantesten Vertretern etwa auch Reaktionen finden, die in funktioneller Beziehung zur Richtung der Schwerkraft stehen.

Paludina vivipara Drap. (= *Vivipara vera* Cless.), als Prosobranchier und Bodenbewohner vorwiegend stehender Wässer zur Kiemenatmung wohl befähigt, kommt im Aquarium sowohl wie auch im Freien doch des öfteren an die Oberfläche, ja auch sie ist nach Simroth (Bd. II, p. 947) zum „Schwimmen" am Wasserspiegel imstande. Indessen ist zu bemerken, dass die negativ-geotaktischen Reaktionen dieser Tiere auf dem Schaukelbrett bei weitem nicht so sicher erfolgen wie bei den bisher betrachteten Formen. Das mag einmal an der Empfindlichkeit der Tiere gegen jeden Erschütterungsreiz liegen, vor allem aber seinen Grund auch darin haben, dass das Emporsteigen zum Zwecke erleichterter Atmung hier nicht im gleichen Maße Bedürfnis ist, wie bei jenen echten Lungenschnecken. In sauerstoffarmem Wasser aber erfolgt die negativ-geotaktische Reaktion der Tiere immerhin schließlich doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit, wenn sie zunächst auch wie auf alle äußeren Reize hin den Körper zurückziehen und im fest verschlossenen Gehäuse sehr lange unter Wasser ausharren, ohne ein Lebenszeichen von sich zu geben. Wegen der Wasserfüllung ihrer Atemhöhle nicht wie die Wasserpulmonaten zu passivem Auftreiben befähigt, kommen sie stets nur schwerfällig kriechend nach oben, wo sie ihre Kiemenhöhle in teilweise Berührung mit der Atmosphäre bringen. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob auch hier die negative Geotaxis durch Atemnot ausgelöst wird. Nach den Resultaten meiner diesbezüglichen Versuche ist es wohl anzunehmen. Für unseren Zweck genügt ja die Feststellung der Bewegung in einer der Schwerkraftwirkung entgegengesetzten Richtung vollauf, die, einmal eingeschlagen, streng innegehalten wird, solange man Störungen irgendwelcher Art vom kriechenden Tiere fernhält. Draußen im Freien wird ja dieser Fluchtreflex je nach Umständen von Nutzen oder aber überflüssig sein. Immerhin aber ist anzunehmen, dass er von Zeit zu Zeit die Tiere aus den an giftigen Gasen reichen Wasserschichten, welche den Faulschlamm des von ihnen ja mit Vorliebe bewohnten Grundes stehender Wässer

überlagern, in Schichten emporführt, die mehr gelösten Sauerstoff enthalten.

Schärfer als dieser Fluchtreflex findet sich bei *Paludina* der Umdrehreflex ausgeprägt. Stets schwerer als das sie umgebende Medium zeigt *Paludina*, im Gehäuse geborgen, ganz wie die schon früher von uns betrachteten Heliciden (cf. 1913, p. 441) nur zwei stabile Gleichgewichtslagen, d. h. die Gehäusemündung ist entweder dem Boden zugewandt (Normallage!) oder ihm abgekehrt und nach oben gerichtet (Verkehrtlage!). Findet aus der Normallage heraus der sich streckende Fuß ohne weiteres Bodenkontakt, so verhilft ihm, wie bei den Heliciden, die Kippung des Gehäuses infolge der mit seiner Streckung verbundenen Schwerpunktsverlagerung auch aus der Verkehrtlage jederzeit wieder zur normalen Kriechlage. Auch hier aber erfolgt diese Reaktion keineswegs suchend und tastend, sondern in ihren Einzelheiten immer mit der gleichen Regelmäßigkeit. Stets wird das Kopfende gestreckt und in Normallage gebracht, das Gehäuse rollt herum, so dass das Tier mit der Sohle Bodenkontakt gewinnt, unter dem Gehäuse hinwegkriecht und so mit einem Ruck dasselbe wieder auf den Rücken nimmt, wonach sich auch das letzte noch frei erhobene Stück des Fußes dem Boden anschmiegt.

Bezüglich einer kleineren *Paludina* verwandten Form, *Bythinia tentaculata* L., will ich noch bemerken, dass diese, in sauerstoffarmes Wasser gebracht, sehr viel rascher und sicherer als *Paludina* nach oben kroch und dies wiederholte, sobald man sie von der Glaswand abschüttelte. Ja, sie kehrte auch regelmäßig um, so oft sie im mit ausgekochtem Wasser gefüllten Schaukelzylinder von ihrem berganführenden Wege durch Kippung abgelenkt wurde.

Bei beiden Formen aber vollziehen sich sonst alle die hier erwähnten Reaktionen ungeachtet der jeweiligen Lichtverhältnisse in annähernd gleicher Weise.

Von den unsere Binnengewässer bewohnenden Pisidien und Sphaerien ist es bekannt, dass sie entgegen den sonstigen Gewohnheiten unserer Süßwasserbivalven imstande sind, nach Schneckenart aufwärts zu klettern, wobei sie ihren langen platten Fuß gleichsam schrittweise vorschieben und durch nachfolgende Kontraktion mit einem Ruck den schweren Körper nachziehen. Im Aquarium in warmes, abgekochtes Wasser gebracht, kriechen Sphaerien (namentlich die jüngeren Individuen, die älteren erscheinen sesshafter und widerstandsfähiger) sehr bald schnurgerade an den Glaswänden zum Wasserspiegel empor, in dessen unmittelbarer Nähe sie sich mit Schleim anheften und die Siphonen weit zum Atmen ausstrecken. Wie die kleinen Bythinien wenden auch sie, im Schaukelzylinder bei Sauerstoffmangel aufwärts kriechend, ungeschickt um, sobald eine Kippung desselben ihre Aufwärtsbewegung in eine abwärts

gerichtete wandelt. Dabei kriechen sie ungeachtet ihrer Lage im Raum, d. h. sowohl auf der Glaswand des Zylinders hin, als auch an deren Unterseite hängend aufwärts, ganz so. wie das die bisher betrachteten Formen auch vermochten. Wie diese sind ja auch sie befähigt, selbst am Wasserspiegel in Verkehrtlage entlang zu kriechen. Überschichten wir aber auf dem Grunde liegende Sphaerien ca. 2—3 cm hoch mit feinstem Schlamm, so währt es nicht lange, bis sie sich allesamt wieder zur Oberfläche hin durchgearbeitet haben. Gerade in solcher Lage mag ihnen ja ihre negativ-geotaktische Tendenz draußen im Freien oft genug von Vorteil sein, wenn ihr Wohngewässer nach starken Regengüssen mehr oder minder starke Sedimentation zeigt oder sie verschwemmt wurden. Dies und die oben erwähnten Tatsachen weisen m. E. darauf hin, dass auch hier eintretender Sauerstoffmangel durch negativ-geotaktische Fluchtbewegung beantwortet wird. Aber nicht nur dieser Fluchtreflex, auch die Fähigkeit zur Selbstwendung aus jeder beliebigen Anfangslage heraus, zeigen deutlich, dass auch diese Tiere ein in bestimmter Richtung, d. h. ihren vitalen Bedürfnissen entsprechend ausgebildetes Orientierungsvermögen besitzen, das auch in völliger Dunkelheit keinerlei Einbuße erleidet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den viel größeren unbeholfeneren Najaden, nur dass sie, zu schwerfällig, um sich vom Boden zu erheben, sich dem Leben am und im Grunde ihres Wohnwassers so weit angepasst haben, dass sie statt jener negativen Geotaxis scharf ausgesprochen positiv-geotaktisch reagieren. Bei keiner der bisher betrachteten Mollusken tritt die geotaktische Tendenz des Fußes so deutlich hervor wie gerade bei den Najaden. Wir mögen eine *Anodonta piscinalis* Nilss., an Fäden befestigt, frei im Wasser aufhängen in welcher Lage wir nur wollen, immer senkt der sich streckende Fuß seine Spitze, soweit das nur möglich ist, lotrecht nach unten und behält diese Stellung bei, bis der sie bedingende positiv-geotaktische Reflex verklingt. Erst dann verlässt er diese Lage. Unsere Abbildungen (Fig. 6a—d) zeigen in verschiedenen Lagen im Dunkeln unter Wasser frei aufgehängte Exemplare und lassen deutlich erkennen, wie die Spitze des hervorbrechenden Fußes stets in der Richtung nach unten dem Aufhängepunkt abgewandt ist. Sogar in Verkehrtlage zeigt sich die positiv-geotaktische Tendenz des Fußes und somit unverkennbar dessen Einstellung in die Richtung der Schwerkraft. Dass diese Einstellung auf einen Kontakt mit dem stets unten gelegenen Boden und nachheriges Eingraben in denselben in der ja allgemein bekannten Weise abzielt, ist wohl ohne weiteres klar. Die gleiche positiv-geotaktische Tendenz des Fußes aber tritt nutzbringend dann für das Tier in Aktion, wenn dieses in irgendeiner beliebigen Lage auf den Grund des Wassers gelegt wurde. Dann nämlich bewirkt der zum

Boden gesenkte und eingebohrte Fuß, den Körper nachziehend, rasch eine Wendung des Tieres in seine normale Kriechlage, dieselbe Lage, in der es den Schlamm der Gewässer durchfurcht, bis es eine dem völligen Eingraben günstige Stelle gefunden hat. Des öfteren sieht man von Najaden bewohnte Gewässer auf ihrem Grunde von Furchen durchzogen, an deren Ende man die Tiere

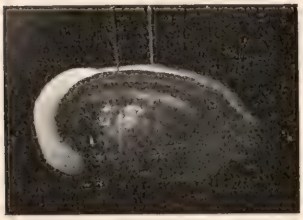


Fig. 6a.

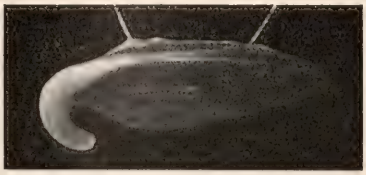


Fig. 6c.

Fig. 6b.

Fig. 6d.

Fig. 6. *Anodonta piscinalis* Nilss., frei unter Wasser im Dunkeln an Fäden aufgehängt, richtet den hervorgestreckten Fuß gleich beim Strecken positiv-geotaktisch dem Boden zu.
a) In Rückenlage (= Verkehrtlage!).
b) Längsachse lotrecht, Oralseite oben.
c) Seitenlage.
d) Schieflage.

eingegraben findet. Häufig findet man nun — und andere Beobachter berichten dasselbe — zur Zeit niedrigsten Wasserstandes jene Kriechspuren nicht in beliebiger Richtung den Boden durchziehend, sondern in einer Weise angeordnet, die ohne weiteres erkennen lässt, dass die Tiere mit dem Fallen des Wasserspiegels sich nach den tiefer gelegenen Stellen des Grundes hin zurückzogen. Die positive Geotaxis scheint also auch das „Zurechtfinden“ der Tiere auf geneigten Flächen zu gewährleisten. Ein Versuch

bestätigte dies. Ich hing im Freilandaquarium einen ca. 1 m langen schlammgefüllten Kasten schaukelbar so unter Wasser auf, dass bei einer Kippung um ca. 30° sein gehobenes Ende den Wasserspiegel berührte, die gesenkte Seite aber in etwa 40 cm Tiefe unter ihm lag. Auf das gehobene Ende gelegte, ja sogar fest in den Schlamm eingesteckte mittelgroße Anodonten fanden sich am nächsten Morgen oder doch im Laufe des nächsten Tages mit großer Regelmäßigkeit auf der tiefer gelegenen Seite des Kastens und zwar gewöhnlich bis ans Hinterende im Schlamme eingegraben. Dasselbe geschah auch bei geringerer Neigung des Kastens, und wenn auch hin und wieder eines der Tiere auf halbem Wege Halt gemacht hatte, so kam es andererseits doch nie vor, dass etwa eines der Tiere im Kasten wieder bergan gekrochen wäre. Die Tiere scheinen also eine gewisse Tiefe zu bevorzugen und suchen eine solche von neuem bergab kriechend auf, wenn sie das Sinken des Wasserspiegels ungünstigen Verhältnissen entgegenführt. Ob es die veränderte Lichtintensität oder der sich ändernde hydrostatische Druck ist, den wir als auslösenden Reiz für diese positiv-geotaktische Fluchtreaktion — denn mit einer solchen haben wir es hier zu tun — betrachten müssen, vermag ich nicht zu entscheiden. Das eine ist so wahrscheinlich wie das andere. Jedenfalls aber müssen wir als richtende Kraft bei diesen positiv-geotaktischen Wanderungen ebenso die Gravitation verantwortlich machen wie für die positive Geotaxis des Fußes bei der Selbstwendung und beim Eingraben des Tieres. Wir können unmöglich annehmen, dass das Tier der Zunahme des hydrostatischen Druckes oder gar der Verringerung der Lichtintensität in der Richtung nach der Tiefe hin folgt. Nur die in den Statocysten zur Wirkung kommende Schwerkraft vermag hier das Tier zu leiten. Als auslösender Reiz für die reflektorische Aufrichtung der Tiere in Kriechlage, ist hier, wie überall sonst bisher, wohl nur das Fehlen des Bodenkontaktes am Fuße der Tiere zu betrachten.

Reagieren nun aber diese Tiere vielleicht auch mit irgendwelchem Ortswechsel auf Sauerstoffmangel? Und wann, wo und unter welchen Bedingungen sind sie solchem in der Natur ausgesetzt? Bringen wir Anodonten oder Unionen in stark ausgekochtes sauerstoffarmes Wasser, so warten wir vergebens auf Fluchtversuche. Die Tiere lassen durch Atem- und Kloakenöffnung ruhig wie sonst das Wasser zirkulieren, bleiben sonst aber indifferent bis zum schließlichen Absterben. Sie scheinen also absolut nicht darauf eingerichtet, schlechten Atemverhältnissen so, wie jene Pulmonaten, Prosobranchier, Pisidien und Sphaerien aus dem Wege zu gehen. Diese sahen wir imstande, negativ-geotaktisch emporkletternd, besseren Atemverhältnissen nachzugehen, die Najaden indessen besitzen als Äquivalent für diesen Mangel die Fähigkeit, Sauerstoffmangel relativ

lange ertragen zu können, zumal sie, wie Wallengren (1905) angibt, selbst bei geschlossener Schale das zwischen den Kiemen befindliche Wasser in Zirkulation erhalten, vor allem aber vermögen sie im Gegensatz zu jenen oben erwähnten Formen durch Erzeugung eines kräftigen Wasserstromes stets neues Wasser herbeizustrudeln und ihren Kiemen zuzuführen. Das mag sie im Freien negativ-geotaktischer Flucht in sauerstoffreichere Wasserschichten ja meist überheben, unter den unnatürlichen Bedingungen des Experiments gehen sie darum zugrunde. Indessen müssen die Tiere auch in der Natur, z. B. dann, wenn die Frühjahrshochflut ihres Wohnwassers die im Grunde steckenden Tiere hier freilegt, dort in weichen Lehmboden oder Sand einschlämmt, in Lagen kommen, die sie nicht ohne weiteres zum Atmen gelangen lassen. Wenn wir, solchen Möglichkeiten entsprechend, z. B. Unionen an der normalen Atmungsweise im Aquarium mit frischem Wasser etwa nur dadurch hindern, dass wir sie mit einer dicken Schlammschicht überdecken, so bemerken wir bald, wie sie den ihre In- und Egestionsöffnung bedeckenden Schlamm so lange bald kräftig stoßweise, bald kontinuierlich fortspülen, dass es schließlich zur Auswaschung einer langen Röhre oder gar einer kraterartigen Bodensenkung kommt, die der Kommunikation mit dem Atemwasser und dessen Zirkulation nichts mehr in den Weg stellt. Nach einigen Tagen aber finden wir die Tiere so weit im Schlamme gehoben, dass ihr Hinterende schon dicht unter dessen Oberfläche liegt. Ob dieses Emporsteigen aus dem Schlamm mit einer negativ-geotaktischen Reaktion zu identifizieren ist, muss, da ich die Tätigkeit des Fußes hierbei nicht beobachten konnte, dahingestellt bleiben. Wenn es der Fall wäre, dann hätten wir es wohl auch hier zu tun mit einem durch Atemnot ausgelösten Fluchtreflex.

Immerhin zeigt schon eine oberflächliche biologische Betrachtung unserer so schwerfälligen Unionen und Anodonten, dass auch sie wohlorientierter Bewegungen fähig sind, bei denen die Tendenz ihres Fußes zur Einstellung in die Schwerkraftrichtung (Umdrehreflex) oder zur Einhaltung positiv- und vielleicht auch negativ-geotaktischer Richtung deutlich genug hervortritt.

Wenn uns endlich W. Weltner (1891) von der, nach Art mariner Mytiliden mit ihren Byssusorganen anderen Körpern angeheftet, in unseren Flüssen und Seen lebenden *Dreissensia polymorpha* Pallas berichtet, dass junge und ältere Individuen dieser Art unter Abstoßung ihres Byssus nicht nur aktiven Ortswechsels fähig sind, sondern wohl auch mit Hilfe des weit zungenförmig vorgestreckten Fußes zu Kolonien zusammenwandern, ja nach Sphaerienart sogar am Wasserspiegel hängend umherkriechen, gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir auch für sie die Befähigung zu bestimmt gerichteten Bewegungen und zur Selbstwendung nach Verlust ihrer normalen

Kriechlage postulieren. Eine solche Annahme erscheint um so berechtigter, zumal uns auch Seydel (1909, p. 560 u. 570) berichtet, dass nicht nur *Dreissensia*, sondern die Byssiferen überhaupt zeitlebens die Fähigkeit der Ortsveränderung behalten, ferner aber speziell für *Dreissensia* auch Reichel (1887, p. 489) angibt, dass diese Tiere im Sommer dicht unter der Oberfläche des Wassers sitzen, im Spätherbst jedoch sich unter Zurücklassung ihres Byssus in die Tiefe zurückziehen.

Es müsste zu weit führen, wollte man alle diese so mannigfachen, stets aber besonderen vitalen Bedürfnissen entsprechenden Reaktionen, welche uns die hier betrachteten und sicher noch viele andere Mollusken zeigen, experimentell auf ihren physiologischen Ursprung zurückführen. Für *Limax agrestis* L. haben wir das oben getan, und so legt es die Ähnlichkeit aller der hier und dort beobachteten Reaktionen nahe, sich mit dem Analogieschluss zu begnügen, dass diese hier wie dort in engster Beziehung zur Schwerkraftrichtung stehen und funktionell abhängen von denjenigen Sinnesorganen, deren spezifische Aufgabe die Rezeption von Schwerkraftsreizen ist. Das aber sind die bei ihnen allen wohlausgebildeten Statocysten.

Die Trägheit der Lokomotion hat es mit sich gebracht, dass unseren Mollusken ein ausgesprochenes Schutzbedürfnis gegen äußere Gefahren zukommt. Schalen, Gehäuse, Schleimabsonderung und Kontraktionen bieten ausreichenden Schutz durch die Möglichkeit, unvermittelt eintretender Gefahr passiv zu trotzen. Nutzlos aber bleibt dieser passive Widerstand Bedingungen gegenüber, denen das Tier bei passivem Verharren schließlich doch erliegen müsste. Da hilft nur die Flucht und auch nur dann, wenn sie in zweckentsprechender Richtung erfolgt. Diese Richtung muss aber um so genauer bestimmt sein und unter allen Umständen eingehalten werden können, je schwerfälliger die Lokomotion eines Tieres von statten geht. Ein Tier, das gerichtete Bewegungen ausführt, braucht aber in erster Linie ein Richtungssinnesorgan. Da aber unsere Versuche an *Limax* u. a. die Nichtbeteiligung des Licht- und Tastsinnes, sowie der chemischen Sinne bei den hier geschilderten Orientierungserscheinungen ergaben, wir auch nicht bei allen hier untersuchten Formen Organe jener Sinne einer solchen Aufgabe entsprechend ausgebildet, wohl aber einander sehr ähnliche statische Reflexe wiederfinden, können in der Tat nur die Statocysten allein für deren Auslösung in Betracht kommen, denn wir finden sie bei allen jenen Formen wohlentwickelt. Um so mehr muss es verwundern, dass man beispielsweise gerade den Pulmonatenstatocysten die Funktion statischer Organe noch keineswegs allgemein rückhaltlos zuerkennt, zumal gerade bei diesen Mollusken nach Simroth (III, p. 205) doch die Statocyste das einzige Sinneswerkzeug

ist, das durch die ganze Reihe derselben fast unverändert hindurchgeht. Trotzdem finden wir hier und da, selbst in der neuesten Literatur noch Ansichten vertreten, die sie nicht als Organe der Orientierung gelten lassen, sondern ihre konstante Wiederkehr als Erbstück anders lebender Vorfahren betrachtet wissen wollen. Andere wieder bezeichnen sie in Analogie der ihrer Funktion nach besser bekannten Heteropodenstatocyste einfach als Gleichgewichtsorgane. Gerade eine Gleichgewichtserhaltung mittels besonderer Sinnesorgane erscheint ja aber für die so langsam beweglichen, stabil bezw. sogar indifferent orientierten Pulmonaten so völlig überflüssig. Und so erklärt sich hieraus der Zwiespalt der Meinungen zur Genüge.

„Bis jetzt fehlen alle biologisch-physiologischen Untersuchungen über die sogen. Ohrblase," konstatiert Simroth (3. Bd., p. 232) bezüglich der Pulmonatenstatocyste noch 1909 und nicht nur Mangold (1912, p. 865), sondern auch Kafka (1913, p. 157) stellen noch in jüngster Zeit übereinstimmend fest, dass biologisch-physiologische Untersuchungen darüber, welche Rolle die Statocysten speziell bei den Pulmonaten spielen, wie weit sie insbesondere zu den geotropischen Reaktionen derselben beitragen, noch immer ausstehen. Unsere biologisch-physiologischen Befunde machten es zum mindesten recht wahrscheinlich, dass wir die Statocysten unserer nicht zum Schwimmen befähigten Land- und Süßwasserpulmonaten, so, wie auch bei kriechenden und grabenden Formen anderer Klassen, als Richtungssinnesorgane, keinesfalls aber als Balancesinnesorgane zu betrachten haben. Die biologische und experimentelle Betrachtung anderer heimischer Mollusken ließ eine gleiche Bedeutung der auch bei ihnen wohlausgebildeten Organe vermuten. Und eben diese Vermutung gewinnt weitere Stützen in der vergleichenden Betrachtung auch anderer, anders lebender Vertreter der gleichen Klasse, sei es mit den hier betrachteten Formen oder untereinander. Kaum eine andere Tierklasse zeigt ja bezüglich dieser Organe den Zusammenhang zwischen Bau, Funktion und Lebensweise so deutlich oder kann das Wesen solcher Organe dem Verständnisse näher bringen, wie gerade die der Mollusken. Beinahe alle Formen der Lokomotion, mit der vielleicht einzigen Ausnahme des Fluges, sind hier vertreten. Und da vermissen wir bekanntlich bei den nur passiv beweglichen, stabil orientierten Formen (*Janthina*) diese Organe ganz, sehen sie in der Jugend freibeweglichen, später dauernd festwachsenden (*Ostrea*, *Vermetus*) oder aber parasitierenden Formen (*Enteroxenus*) im Laufe der Metamorphose verloren gehen oder atrophieren, bei grabenden und kriechenden Formen aber (von niedersten Formen abgesehen), soweit bekannt, wohlausgebildet und allgemein verbreitet. Bei den beweglichsten Arten, den freischwimmenden Heteropoden und vor allem auch Cephalopoden aber

finden wir sie in einer Größe und Differenzierung entwickelt, welche an sich schon jeden Zweifel an der großen Bedeutung dieser Organe für ihre Träger ausschließt. Dass aber verschiedene niedere grabende und kriechende Formen (Amphineuren) nicht im Besitze solcher Sinnesorgane sind, beweist nichts gegen deren biologischen Wert für ihre Träger, denn wir kennen eine große Zahl von Tieren, die auch ohne Statocysten wohlorientierter Bewegungen fähig sind. Statische Sinnesorgane haben wir doch nur da zu suchen, wo die Organe anderer Sinne nicht schon unter allen Umständen das nötige Maß der Sicherheit für die Orientierung des Körpers in Ruhe und Bewegung gewährleisten. Und so weist gerade hier bei den höher entwickelten Vertretern der Klasse das durchgehende Vorkommen solcher Organe und ihr Schwinden bei dauernd sessilen bezw. passiv beweglichen und zugleich auch stabil orientierten Formen darauf hin, dass diese Organe nicht lediglich ein Erbstück, sondern ein recht brauchbares Instrument für die aktiver Lokomotion fähigen Vertreter dieser Klasse sind. Es wäre sonst sehr erstaunlich, dass ihr Verlust mit demjenigen der Fähigkeit aktiven Ortswechsels zusammenfällt. Wir sehen im Gegenteil gerade auch bei den Statocysten der Mollusken gemäß der Anpassung ihrer jeweiligen Träger an eine bestimmte Lokomotionsart, an bestimmte Lagen im Raum oder bestimmt gerichtete Bewegungen und eine damit Hand in Hand gehende Beanspruchung jener Sinnesorgane in dieser oder jener Richtung, bestimmte Differenzierungen Platz greifen.

Es ist gewiss kein Zufall, dass wir in gewissen Statocysten, wie beispielsweise denen der labil orientierten Heteropoden der Gattung *Pterotrachea*, deren Balancefunktion nach den Resultaten der Versuche Tschachotin's (1908) u. a. als erwiesen betrachtet wird, die reizrezipierenden Elemente auf der dem Erdzentrum zugewandten Seite der Cystenwand zur Macula statica zusammengedrängt finden. Diese Ausbildung der Heteropodenstatocyste — die wir übrigens, im Prinzip sehr ähnlich, bei vielen anderen Tieren wiederfinden — bedeutet aber doch wohl nichts weiter als eine einseitige Differenzierung, die vielleicht aus einer verschieden starken Inanspruchnahme der ursprünglich gleichmäßig innervierten Statocystenwand resultierte und für das labil orientierte Tier von um so größerem Vorteil sein muss, als sie zugleich eine Verfeinerung der Lageempfindungen zum Zwecke der Kompensation schon der geringsten Abweichungen von der Normallage bedeutet. Und diese erscheint doch zur Aufrechterhaltung gerade einer labilen Gleichgewichtslage ganz unentbehrlich. Ganz ebenso aber dürften die vielfachen Komplikationen, die uns im Bau der Cephalopodenstatocysten entgegentreten, in vollem Einklang stehen mit der Vielseitigkeit, welche das Lokomotionsvermögen dieser Tiere aufweist.

Ja, auch die verschieden starke Ausbildung der Statocysten bei den Muscheln der Gattung Pecten (vgl. v. Buddenbrock 1911) zeigt in augenfälliger Weise den unmittelbaren Zusammenhang dieser Organe mit der Eigenart dieser Formen, in Ruhe und Bewegung die Seitenlage zu behaupten. v. Buddenbrock schreibt denn auch diesen Pectenstatocysten die Gleichgewichtsfunktion schon a priori zu, und in der Tat erscheint deren Balancefunktion nach den Resultaten der Versuche und Überlegungen v. B.'s auch sehr wahrscheinlich, wenn nicht schon erwiesen. Interessant für unsere Betrachtungen aber wäre es, zu wissen, ob sich in der physiologisch-stärkeren oder überhaupt in beiden „Balancestatocysten" der Pectenmuscheln nicht vielleicht doch schon auch eine Differenzierung in der Richtung vollzogen hat (oder im Entstehen begriffen ist), dass ihre Inanspruchnahme als Balanceorgan eine einseitige Konzentration der reizrezipierenden Zellen, physiologisch gesprochen, unterhalb des oder der Statolithen, d. h. die Ausbildung einer Art Macula mit sich brachte. Wäre eine solche Differenzierung tatsächlich nachzuweisen, so würde das soviel bedeuten, als dass diese Pectenstatocysten gemäß der Entwickelung ihrer Träger aus der bilateral symmetrischen Stammform zur asymmetrischen und bei deren Übergang von der kriechenden resp. grabenden über die festsitzende hinweg zu einer Lebensweise, die mit einer freieren Beweglichkeit (Schwimmen!) das Bedürfnis zur Erhaltung einer bestimmten Gleichgewichtslage (Seitenlage) brachte, in der Tat eine Umbildung im oben dargelegten Sinne erfuhren. Das asymmetrische Paar einseitig-differenzierter, event. mit Maculis versehener Balancestatocysten könnte dann sehr wohl als bestimmt gerichtete Modifikation ursprünglich symmetrischer und gleichmäßig innervierter Statocysten betrachtet werden, die mit der Änderung der Lebensweise jener Tiere Hand in Hand ging. Das aber wäre dann eine Stütze mehr für unsere Ansicht, dass wir Organe des zuletzt genannten Typus, d. h. allseitig gleichmäßig innervierte Statocysten, als ursprünglichere und, weil hinsichtlich ihrer funktionellen Leistungen noch nicht oder doch weniger spezialisierte, vielleicht auch als physiologisch vielseitigere Organe des statischen Sinnes jenen nach Bau und Leistung mehr oder minder einseitig differenzierten gegenüberstellen dürfen. Ja, wir werden diese als „Balancestatocysten" jenen als „Richtungsstatocysten" dann gegenüberstellen können, wenn wir sie mit solchen Bezeichnungen nur hinsichtlich der ihren Bau bestimmenden Hauptfunktion charakterisieren wollen. Eine strenge Scheidung statischer Organe nach ihrem Bau oder ihrer Funktion dürfte, wie ich schon früher hervorhob (1913, p. 435—36), unmöglich sein, solange wir über deren Bedeutung und Wirkungsweise im einzelnen noch nicht besser unterrichtet sind, als das zurzeit noch immer der Fall ist.

Soweit bisher bekannt, treffen wir bei denjenigen Mollusken, die stabil oder indifferent orientiert sind, aber bestimmt-gerichtete Bewegungen ausführen, in der Tat Statocysten des ursprünglicheren noch nicht spezialisierten Typs an. So sind auch alle die von uns oben auf statische Reflexe hin betrachteten heimischen Mollusken, deren Statocysten z. T. erst vor kurzem eine genauere Untersuchung hinsichtlich ihres anatomischen Baues erfuhren (vgl. W. Schmidt, 1912) solche „Richtungsstatocysten" und Schmidt betont p. 48 bezüglich der von ihm untersuchten Gastropoden ausdrücklich, dass in ihren Statocysten eine der „Macula acustica" der *Pterotrachea* vergleichbare Stelle sich nicht finde. Von unseren Najaden wissen wir ganz dasselbe. Alle diese Formen aber bewegten sich kriechend oder grabend fort und führten wohlorientierte Bewegungen aus, die wir z. T. auf die Wirkung ihrer Statocysten zurückführen mussten. Aber auch bei vielen anderen Tieren (ich erinnere nur an Würmer und Holothurien) dürfte es nicht schwer fallen, einen ähnlichen Zusammenhang zwischen dem Bau und der Bedeutung ihrer Statocysten zu zeigen.

Wenn wir somit die Statocysten unserer Land- und Wasserpulmonaten, Prosobranchier, Cycladiden u. a. als Richtungssinnesorgane betrachten wollen, wie hängen dann aber die von uns bei solchen Tieren beobachteten Reflexe mit der Funktion dieser Organe zusammen? Wir sahen doch beispielsweise bei *Limax agrestis* L., dass dort der Umdrehreflex (Selbstwendung) sich ungeachtet des jeweiligen Mediums immer dann vollzieht, sobald die Sohle den Kontakt verlor und dass er stets jeder anderen Reaktion vorausgeht. Das ist natürlich, denn ohne Sohlenkontakt hat das Tier keine Möglichkeit zur Lokomotion, ist also äußeren Reizen gegenüber machtlos. Wir sahen ferner vom selben Tier, dass es bei Sauerstoffmangel negativ-geotaktisch reagiert. Das tat *Limax* im Wasser wie in gasförmigen Medien, und zwar an jeder dazu geeigneten Fläche ungeachtet ihrer Lage im Raum. Das tat sie insbesondere auch an der Unterseite geneigter Flächen. Wenn wir also eine *Limax* in Rückenlage auf die Oberseite des unter Wasser schräggestellten Brettes bringen, eine andere mit der Kriechsohle an dessen Unterseite adhärieren lassen, so, dass beide Tiere den oralen Pol bergauf richten (vgl. Abb. 7a), so zeigen beide auch die gleiche Lage im Raum. Bei beiden Individuen müssten also auch die Lage der Statolithen in den Statocysten, wenn sie einfach dem Gesetze der Schwere folgten, und damit zugleich der entsprechende Reiz dieselben sein. Trotzdem kommt es zur Auslösung ganz verschiedener Reaktionen, denn wir wissen von unseren Versuchen her, dass das obenauf liegende Tier die Selbstwendung vollzieht und dann erst bergauf kriecht, das unten anhaftende aber sogleich die negativ-geotaktische Bewegung aufnimmt. Hat dann aber das

obere Tier seinen Umdrehakt beendet (Fig. 7b), so nimmt es gerade die zum unteren Tier entgegengesetzte Lage im Raume ein. Die Statolithenlage in der Cyste wird also bei beiden Tieren eine ganz verschiedene sein. Trotzdem kommt es zur genau gleichen Reaktion, d. h. negativer Geotaxis.

Bei marinen Würmern führt v. Buddenbrock (1913) nur die positive, nicht aber auch die negative Geotaxis auf die Statocystenwirkung zurück. So sonderbar es zunächst erscheinen mag, bleibt uns hier für diese Schnecken nach den oben erläuterten Versuchen m. E. dennoch kaum anderes übrig, als auch für die Auslösung der negativ-geotaktischen Bewegungen die Statocysten verantwortlich zu

Fig. 7a.

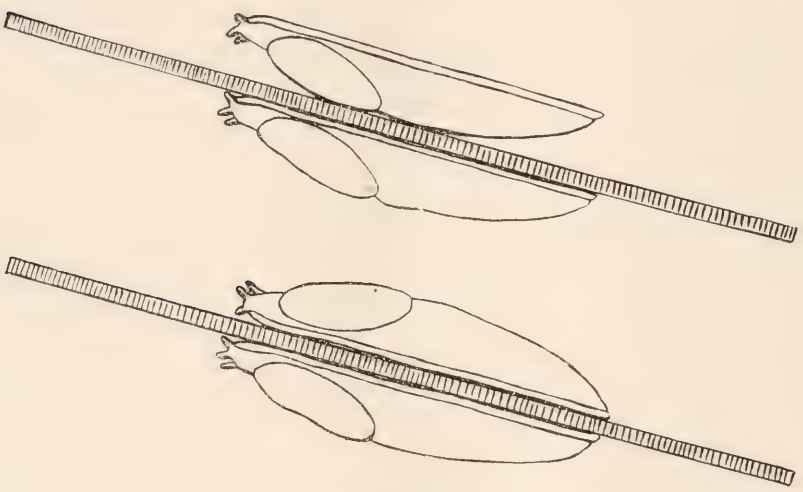


Fig. 7b.

Fig. 7a und b. Erklärung vergl. Text!

machen, ebenso wie für den Umdrehreflex, für den ja auch v. B. (1911) die Mitwirkung der Statocysten bei der Gattung Pecten annimmt.

Wir wissen von *Limax*, dass der Kontaktreiz eine Rolle bei der Selbstwendung nur insofern spielte, als sein Fehlen an der Kriechsohle die Umwendung in Normallage veranlasste, dass aber ein in Normallage unter Ausschaltung einseitiger Kontaktreize freischwebendes Tier seine zur Lotrechten symmetrisch orientierte Lage beibehielt. Wir wissen ferner, dass alle diese Schnecken aus jeder irgendwie im Raume gerichteten Bewegung, jeder Lage, sofern sie nur das Kriechen ermöglicht, ohne weiteres in die negativ-geotaktische Bewegung übergehen, sobald sie unter Sauerstoffmangel leiden. Und wir haben gesehen, dass diese Reaktionen mit dem

Verluste von Statocysten und Ganglien schwinden, von anderen Sinnesorganen unabhängig sind. Dennoch erscheint es vorerst als ein Widerspruch, als physiologisch unhaltbar, dass ein und dasselbe Sinnesorgan unter sonst gleichen mechanischen Bedingungen ganz verschiedene Reaktionen zur Auslösung bringen soll und umgekehrt derselbe Reflex in Erscheinung treten könnte, obwohl in den Statocysten ganz verschiedene Reize zur Rezeption gelangen müssen. Indessen wissen wir durch Tschachotin's Untersuchungen an *Pterotrachea* (1908), dass wir die Statocysten nicht nur als reizempfangende und reflexauslösende Sinnesorgane, sondern auch als motorische Erfolgsorgane betrachten müssen, dass sie nicht nur sensibel, sondern auch motorisch innerviert sind. Wir wissen aber auch, dass sowohl in den Statocysten der Pulmonaten wie in denen der Najaden und Prosobranchier, die reizerzeugenden Statolithen durch Cilienschlag in kreisender zitternder Bewegung erhalten werden, wissen aber nicht das Geringste darüber, wann und auf welche Weise hier von den Statolithen richtende Reize erzeugt und wie diese Reize aufgenommen und fortgeleitet werden. Wohl aber ist es uns bekannt, dass der feinere histologische Aufbau dieser Sinnesorgane ein immerhin recht komplizierter ist. So beschreibt Apáthy (1885) das Epithel der Najadenstatocyste als zusammengesetzt aus zwei verschieden gearteten und in verschiedener Weise innervierten Zellformen, welche Cilien resp. feine Plasmafäden tragen. In den Lücken zwischen diesen Wandzellen fand er aber noch kleine Ganglienzellen. Aber auch von der Wandung der Pulmonaten- und Prosobranchierstatocyste beschreibt Schmidt (1912) drei Arten von Zellelementen, die nach dem Innern der Statocyste hin mit Cilien besetzt sind. Solche Mannigfaltigkeit im Aufbau und in der Innervierung weist aber doch deutlich darauf hin, dass der Mechanismus der Statocysten dieser Tiere keineswegs einfacher Natur ist und dass es sehr wohl möglich ist, dass uns die Erkenntnis seiner Wirkungsweise auch bei den hier betrachteten, solchen Studien im Vergleich zu jenen Heteropoden soviel unzugänglicheren Mollusken noch einmal Aufklärung über die oben aufgeworfene Frage bringt. Wie ich auch heute die diesbezügliche, in meiner früheren Abhandlung (1913, p. 448) aufgestellte Frage noch nicht völlig geklärt weiß, so muss es auch vorläufig nutzlos erscheinen, ihrer Beantwortung näher zu treten, so lange wir noch nichts Genaueres über die Natur der feineren Innervation der Statocysten und den Verlauf der zugehörigen reizleitenden Elemente im Körper aller dieser Formen wissen, d. h. die Bahnen nicht kennen, auf denen alle die von uns beobachteten Reflexe ablaufen. So lange uns da nicht eingehendste histologische Untersuchungen Aufschluss geben, wird jede auf die Art des Zusammenhanges jener Reflexe mit den Statocysten gerichtete Vermutung hypothetisch bleiben

müssen. Eher wird es aber auch nie möglich sein, die Existenz statischer Organe auch bei diesen Formen anders zu erklären, als durch den Nachweis eines in bestimmten Richtungen wohlausgebildeten Orientierungsvermögens, wie wir das auch bei anderen Tieren als Funktion der Statocysten zu betrachten gewohnt sind, und eines von äußeren Umständen bedingten Orientierungsbedürfnisses, das den Besitz solcher Sinnesorgane einfach als notwendig erscheinen lässt.

Ließ sich also die statische Funktion der Schnecken- und Muschelstatocysten vorerst auch nicht direkt und physiologisch einwandfrei beweisen, so lässt sie sich doch biologisch und physiologisch so wohl begründen, dass sie außer allem Zweifel zu stehen scheint. Jedenfalls berechtigt uns nichts dazu, sie als rudimentäre Bildungen, also etwa als ein Erbteil freischwimmender Vorfahren anzusprechen oder gar als zwecklos zu bezeichnen. Wir dürfen eben in den Sinnesorganen dieser Art bei unseren lokomotorisch so trägen, stabil, ja, womöglich indifferent orientierten heimischen Mollusken nicht Gleichgewichtsorgane, also Balancestatocysten, sehen wollen, wie das noch Schmidt (1912) tut, sondern müssen sie — und das gilt vielleicht für die kriechenden und grabenden Mollusken, von aberranten Formen abgesehen, ganz allgemein — als Richtungssinnesorgane ansprechen, aus deren Einfluss auf den Tonus der Körpermuskulatur das eine Mal positive, resp. negative Geotaxis, das andere Mal die Torsion des Tieres in Kriechlage resultiert. Das sind aber Reaktionen, wie sie auch schon bei anderen Tieren mit Erfolg auf die Statocysten zurückgeführt worden sind.

Verzeichnis der zitierten Schriften.

Apáthy, Stef., Studien zur Histologie der Najaden. In: Nat. Abh. Ungar. Akad., 14. Bd., 1885 (Ungarisch! Ref. Zool. Jahresber. Neapel 1886, p. 20).

Baunacke, W., Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion (Statische Reflexe bei den Mollusken). In: Biol. Centralbl., 33 Bd., 1913.

— Gleichgewicht und „Gleichgewichtsorgane" bei niederen Tieren. In: Umschau, 18. Bd., 1914, Heft 8.

Buddenbrock, W. v., Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. In: Sitzber. Heidelb. Akad. d. Wissensch., Jahrg. 1911.

— Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere (zweite Mitteilung). In: Zool. Jahrb. Abt. Physiol., 33. Bd., 1913.

Deibel, Joh., Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macroplea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat., 31. Bd., 1910.

Kafka, G., Einführung in die Tierpsychologie auf experimenteller und ethologischer Grundlage. I. Bd. Die Sinne der Wirbellosen. Leipzig 1913.

Künkel, K., Zur Lokomotion unserer Nacktschnecken. In: Zool. Anz., 26. Bd., 1903.

Mangold, E., Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei *Asterina*. In: Ztschr. allg. Physiol., 9. Bd., 1909.

— Gehörsinn und statischer Sinn. In: H. Winterstein's Handbuch d. vergl. Physiol., 4. Bd., Jena 1912.

Pütter, A., Vergleichende Physiologie. Jena 1911.

Reichel, L., Über die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. In: Zool. Beitr. (A. Schneider), 2. Bd., 1890 (auch Diss. Breslau 1888).

— Über das Byssusorgan der Lamellibranchiaten. In: Zool. Anz., 10. Bd., 1887.

Schmidt, W., Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken (Diss.). In: Jenaische Ztschr., 48. Bd., 1912.

Seydel, E., Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat., 27. Bd., 1909.

Simroth, H., *Mollusca*. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 3. Bd., 1892—1913.

Tschachotin, S., Die Statocyste der Heteropoden (Diss.). In: Ztschr. wiss. Zool., 90. Bd., 1908.

Wallengren, H., Zur Biologie der Muscheln. 1. Die Wasserströmungen. — 2. Die Nahrungsaufnahme. In: K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund, 16. Bd., 1905.

Walter, H. E., The behaviour of the Pond-Snail *Limnaeus elodes* Say. In: Cold Spring Harbor Monogr. Brooklin Nr. 6, 1906 (Ref. Zool. Jahresber. Neapel, 1906).

Weltner, W., Zur Entwickelung von *Dreissensia*. In: Zool. Anz., 14. Bd., 1891.

Berichtigungen.

S. 372 Zl. 15 v. u. ist zu lesen sogenannter statt sogenannten.
„ 373 ist die Fig. 1 durch nebenstehende Fig. 1 zu ersetzen.
„ 374 1. Zl. ist negativ-geotaktischem statt negatiiv-geotaktischen zu lesen.
„ 375 muss Fig. 2 folgende Erklärung erhalten: Fig. 2. *Arion empiricorum* Fér. und *Limax agrestis* L fliehen negativ-geotaktisch aus dem Wasser. (Bei Tageslicht aufgenommen.)

Fig. 1. Zwei *Arion empiricorum* (Fér.) im Begriffe der Selbstwendung. (Im Dunkeln aufgenommen.)

„ 376 sind unter die Figuren folgende Erklärungen zu setzen: Fig. 3a. *Limax agrestis* L. „übergeht" einen Winkel. — Fig. 3b. *Limax agrestis* L. kriecht den Winkel voll aus. — Fig. 4. Erklärung vergl. Text!
„ 381 Zl. 21 v. o. lies: Kriechtiere statt Kriechtiere.
„ 381 „ 16 v. u. lies: Lokomotion an der statt Lokomotion zu der.
„ 382 ist unter Fig. 5 zu setzen: Fig. 5. Erklärung vergl. Text!
„ 383 Zl. 19 v. u. kommt hinter Muskelsinn ein Komma zu stehen.
„ 385 „ 19 v. o. fällt das Wort irgendwie fort.

Die Vorfahren der Kugelfische.

Von Dr. med. Otto Thilo in Riga.

Ich habe schon vor Jahren nachgewiesen, dass bei einigen nahen Verwandten der Kugelfische die Anfänge eines Luftsackes bemerkbar sind (10). Diese Anfänge bestehen in einer dauernden

Vergrößerung des ganzen Magensackes, die bei einigen Fischen sehr hochgradig wird. Fig. 1—6. Schon damals wies ich darauf hin, dass bei den Vorfahren der Kugelfische die Luftsäcke wahrscheinlich aus ähnlichen Anfängen entstanden sind. Allein es gelang mir nicht, dieses genauer nachzuweisen. Es fehlten mir hierzu die erforderlichen Übergangsformen. Im Laufe der Jahre wurden sie gefunden, teils von mir, teils von Nils Rosén (13). Dieser Forscher hat auch sonst meine Arbeiten wesentlich gefördert. Er hat sie in ihren Hauptpunkten bestätigt und durch wertvolle, eigene z. T. histologische Forschungen ergänzt. Daher kann ich dann jetzt einige Vermutungen zu Tatsachen erheben. Es ist mir aber außerdem auch gelungen, neue Untersuchungen an einigen Kugelfischen zu machen, deren Luftsack bedeutend zurückgebildet ist.

Somit kann ich denn jetzt nachweisen, dass bei einigen Haftkiefern durch besondere Lebensverhältnisse ein Luftsack entsteht, dass aber dieser Luftsack wieder vergeht, wenn die Lebensverhältnisse sich ändern.

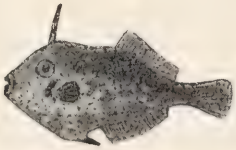
Gewiss gibt es nicht viele Tierarten, bei denen das Entstehen und Vergehen eines Organes durch Anpassung so deutlich hervortritt!

Als ich vor vielen Jahren die Sperrvorrichtungen des Einhornes erforschte, suchte ich unter seinen Verwandten nach Übergangsformen. Zu diesem Zwecke studierte ich eingehender die schönen Abbildungen von Cuvier et Valenciennes, Bleeker, Hollard (8) und anderen. Diese Meisterwerke sind so vorzüglich zusammengestellt, dass ich bald das Gesuchte fand. Zugleich wurde ich aber auch durch diese Meisterwerke auf eine andere Tatsache aufmerksam gemacht, die — wie mir scheint — ihren Verfassern entgangen war. Es fiel mir nämlich auf, wenn ich eine größere Reihe von Abbildungen überblickte, dass schon die äußere Form einiger Arten des Einhornes an die Kugelform der Kugelfische erinnerte. Meine Figuren 1—6 geben eine Auswahl dieser Formen. Vergleicht man die Figuren miteinander, so bemerkt man bei *Triacanthus* (Fig. 1) noch keine Spur von einem Bauchsacke. Fig. 2 u. 3 zeigen „kleine Anfänge“. Fig. 4 u. 5 erinnern schon lebhaft an den Kugelfisch *Diodon* (Fig. 6).

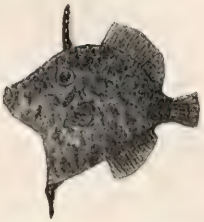
Eröffnet man die Bauchhöhlen dieser Fische, so findet man bei *Triacanthus* (Fig. 1) noch keine Erweiterung des Magens (Fig. 8). Hingegen ist sie schon sehr bemerkbar bei *Monacanthus setifer* (Fig. 9). Allerdings tritt sie meist bei der Eröffnung nicht sofort deutlich hervor. Lässt man jedoch Wasser aus geringer Höhe einströmen und überfließen, so nimmt der Magen bald dieselbe Form wie in Fig. 9 an. Ich weiß nicht, ob Nils Rosén diesen Kunstgriff bei seinen Untersuchungen angewandt hat. Vielleicht hätte er dann

bei *Monacanthus occidentalis* und *Balistes vetula* ähnlich erweiterte Magen gefunden. Es ist aber auch möglich, dass bei diesen Ba-

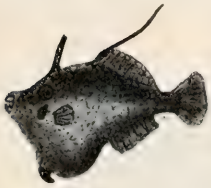
Triacanthus brevirostris
Fig. 1.



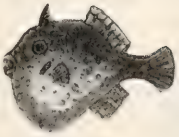
Monacanthus granulosus
Fig. 2.



Monac. pennicilegerus
Fig. 3.



Monacanthus setifer
Fig. 4.



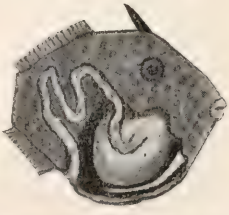
Monacanthus trossulus
Fig. 5.

Diodon hystrix
Fig. 6.

Tetrodon scleratus
(vollständig aufgeblasen)
Fig. 7.

Triacanthus brevirost. (vgl. Fig. 1). Magen schlauchförmig. Fig. 8.

Monacanthus setifer (vgl. Fig. 4). Magen bedeutend erweitert. Sein Grund dehnt sich nach unten aus. Der Darm wird vom Gekröse oben, rechts vom Magen festgehalten. Fig. 9.



Monacanthus trossulus. Magen kugelförmig aufgetrieben. Pförtner und Darm vom Gekröse oben, rechts vom Magen festgehalten. Fig. 10.

listiden noch keine Erweiterung eingetreten ist. Bedeutend größer ist die Magenerweiterung allerdings bei *Monacanthus trossulus* (Fig. 10). Ich fand nach Eröffnung der Bauchhöhle genau so einen kugel-

runden Magen wie ihn Fig. 10 zeigt. Der Magen war wie vollgepfropft mit Resten von Nahrungsmitteln, die ich leider nicht mehr genauer bestimmen konnte. Es handelte sich hier nicht um eine vorübergehende Magenerweiterung infolge von Überfüllung, denn die hochgradige Erweiterung erhielt sich, als ich die Nahrungsmittel entfernte. Außerdem hatte ich das Glück, von dieser überaus seltenen Fischart noch drei andere Stücke zu untersuchen. Alle drei zeigten ebenso erweiterte Magen, wie sie Fig. 10 darstellt, aber bei ihnen waren die Eingeweide schlecht erhalten. Ich konnte daher bei ihnen die Lage der Eingeweide nicht mehr genauer feststellen. Desto besser gelang es mir neuerdings bei dem in Fig. 10 abgebildeten Fische. Seine Eingeweide waren vortrefflich erhalten. Der Darm lag zusammengeballt auf der rechten Seite des Magens und hatte genau die Länge, wie sie Fig. 10 angibt. Der Pförtner lag gleichfalls rechts unweit der Speiseröhre.

Diodon hystrix (vgl. Fig. 6) Magen hochgradig erweitert. Bauchwandungen zu einem weiten Sacke ausgedehnt. Darm und Pförtner nach hinten verdrängt. Fig. 11.

Tetrodon cutcutia. Luftsack vom Magen abgeschnürt. Luftsack kleiner als bei *Diodon hystrix*. Fig. 12.

Wie ist nun diese eigentümliche Lage des Pförtners zustande gekommen? Vergleichen wir Fig. 9 mit Fig. 10, so bemerken wir, dass in Fig. 10 der Magengrund bedeutend herabgesunken ist, offenbar durch gesteigerte Aufblähung und Anhäufung von Nahrungsmitteln. Der Pförtner jedoch und das folgende Darmstück blieben rechts oben an der Wirbelsäule; denn sie sind ja an ihr durch das Gekröse befestigt. Vgl. Fig. 9. Das Gekröse ist dort angedeutet. Der Magen von *Monacanthus trossulus* erinnert jedenfalls schon sehr an den Magen von *Diodon* (Fig. 11). Wesentlich anders ist allerdings bei *Diodon* die Lage des Pförtners. Offenbar ist die Bauchhöhle bei *Diodon* bedeutend geräumiger geworden als bei *Monacanthus trossulus*. Infolgedessen konnten sich alle Eingeweide bequemer ausbreiten. Der Luftsack nahm den vorderen Teil der Bauchhöhle ein und verdrängte den Darm nach hinten. Der Pförtner wurde vom Darm gleichfalls nach hinten gezogen und so aus einer sehr ungünstigen Lage befreit.

Besonders auffallend ist bei *Diodon* die Länge des Darmes und seine eigentümliche Schlängelung. Bei *Tetrodon* (Fig. 12) findet

man eine ähnliche Schlängelung und gleichfalls einen sehr langen Darm. Es hat sich also allmählich aus der Schlängelung von *Triacanthus* (Fig. 8) die Schlängelung von *Tetrodon* entwickelt, offenbar durch die Erweiterung der Bauchhöhle und durch die Verlängerung des Darmes.

Bei *Monacanthus setifer*, *trossulus* und auch bei *Triodon* füllen die Eingeweide nur den oberen Teil der sehr erweiterten Bauchhöhle aus. Ihr unterer Teil ist leer. (Vgl. hierüber auch Günther (7) und Nils Rosén (13).

Erst durch fortgesetzte gesteigerte Luftaufnahme wurde der Magen so sehr ausgedehnt, dass er bei *Diodon* und *Tetrodon* die ganze Bauchhöhle ausfüllt, ja sogar sie noch hochgradig erweitert. Bei flüchtiger Betrachtung sieht der Luftsack von *Tetrodon* ziemlich ebenso aus, wie der Luftsack von *Diodon*. Trotzdem sind sie wesentlich voneinander verschieden. Besonders der Zusammenhang des Luftsackes mit dem Magen ist bei *Tetrodon* wesentlich anders als bei *Diodon*. Es hat nämlich Nils Rosén nachgewiesen, dass bei *Tetrodon* der Luftsack vom Magen durch einen Ringmuskel (sphincter) abgeteilt wird. Mit einem Worte bei *Tetrodon* ist der Luftsack nur durch eine enge Öffnung mit dem Magen verbunden, während bei *Diodon* der Magen allmählich in den Luftsack übergeht. Rosén weist außerdem nach, dass der Luftsack von *Diodon* nur durch Fäden von Bindegewebe mit den Bauchwandungen verbunden ist (Fig. 11), während er bei *Tetrodon* vollständig mit den Bauchwandungen verwachsen ist. Alle diese Angaben habe ich nachuntersucht. Ich muss sie durchaus bestätigen. Ich will hier nur noch hinzufügen, dass bei *Diodon* die lockere Befestigung mit Fäden durchaus notwendig ist; denn die ungeheuere Ausdehnung seines Bauchsackes (Fig. 6) ist nur dann ohne Zerreißungen möglich, wenn er aus Schichten besteht, die sich aneinander verschieben. Bei *Tetrodon* ist die Ausdehnung nicht so ungeheuer und daher sind denn auch seine Schichten weniger locker aneinandergefügt. Dieselben Verhältnisse sieht man ja auch an den Schichten der Hüllen unserer Luftschiffe und an den Schläuchen unserer Fahrräder. Übrigens habe ich auch an allen prall gefüllten Schwimmblasen trennbare Schichten nachgewiesen. (Vgl. „Verknöcherte Schwimmblasen“ (21)). Auch bei den verschiedenen *Tetrodon*-Arten gelang es mir immer mit Hilfe eines stumpfen Spatels den Luftsack aus seinen Hüllen herauszuschälen. Ich fand ihn stets von einer sehr dehnbaren Hülle umgeben, die reichlich Muskelfasern enthielt. Die Hülle erinnert also lebhaft an das Platysma myoides am Halse des Menschen. Näheres über die Muskeln des Luftsackes s. Anatom. Anzeig. 1899, Nr. 3 u. 4, S. 79 u. 80, Taf. 11. Besonders wichtig ist, dass Rosén den Ringmuskel zwischen Luftsack und Magen bei *Tetrodon* histologisch nachgewiesen hat. Die

Abschnürung des Luftsackes vom Magen erklärt auch, warum bei einigen Arten von *Tetrodon* der Lebergang verhältnismäßig weit entfernt vom Luftsacke in den Darm mündet. Man stelle sich nur vor, dass bei *Diodon* (Fig. 11) der größte Teil des Luftsackes abgeschnürt wird. Ein längeres Darmstück wird dann frei und der Lebergang liegt dann verhältnismäßig weit von der Einmündung des Leberganges entfernt (Fig. 12). Allerdings wird dieses Darmstück oft wohl auch noch dadurch verlängert, dass es bedeutend ausgereckt wird, wenn der Luftsack sich aufbläht. Wie ungeheuer er sich aufblähen kann, deutet Fig. 6 an. In Fig. 12 ist nur ein geringer Grad der Aufblähung dargestellt.

Wenn man bei den Balistiden die allmähliche Entstehung eines Luftsackes sieht, so fragt man unwillkürlich: Was veranlasste wohl diese, so große Luftmengen aufzunehmen, dass ihr Magen zu einem ungeheuerem Luftsacke ausgedehnt wurde?

Hierauf antwortet ihre Lebensweise. Klunzinger (9) teilt uns mit, dass die Balistiden, zu denen ja auch der *Monacanthus* gehört, in engen Felsspalten des roten Meeres leben. Diese Felsspalten enthalten, namentlich zur Zeit der Ebbe, oft nur wenig Wasser. Werden nun die geringen Wassermengen von der südlichen Sonne erwärmt, so sind die Balistiden gezwungen an der Oberfläche des Wassers zu liegen und Luft zu schnappen, wie unsere Karpfen in ihren Teichen an heißen Sommertagen.

Haben aber die Balistiden erst ihren Magen mit Luft gefüllt, so genügt es, wenn sie von Zeit zu Zeit geringe Luftmengen in die wasserhaltige Kiemenhöhle streichen lassen. Ihre Kiemen entziehen dann dem Wasser der Kiemenhöhle den zum Leben erforderlichen Sauerstoff. Die Fische können dann in vollständig luftfreiem Wasser leben, ja sogar zur Zeit der Ebbe — wie bekannt — vollständig auf dem Trockenen. Es erhält sich eben in ihren Kiemenhöhlen das aufgenommene Wasser, da sie vollständig von Haut umschlossen sind und nur zwei ganz enge und kurze Kiemenspalten haben. Bei Fischen mit weiten Kiemenspalten fließt hingegen das Wasser bald aus und die Kiemen trocknen ein. Eine ähnliche Atmung wie die Balistiden haben gewiß viele andere Fische mit engen Kiemenspalten, so z. B. unser Schlammbeißer (*Cobit. foss.*). Daher gelang es mir auch, ihn wochenlang in nassem Moose ganz wohl und munter zu erhalten.

Hierzu benutzte ich ein Tongefäß, das am Grunde ein wenig Wasser enthielt und mit nassem Moose gefüllt war. Es ist wohl anzunehmen, dass er nach Art der Balistiden von Zeit zu Zeit ein wenig Luft in die wasserhaltige Kiemenhöhle streichen ließ und dass seine Kiemen diese Luft atmeten. Er hat dann immer noch eine Kiemenatmung. Daher ist es nicht richtig, wenn man es ganz allgemein für bewiesen hält, dass er durch den Darm atmet,

d. h. dass er durch die Schleimhaut seines Darmes den Sauerstoff ins Blut befördert.

Dieses wäre erst dann bewiesen, wenn der Fisch, nach Absperrung der Kiemenhöhle vom Darm, von dem Sauerstoffe im Darme leben könnte. Solche Untersuchungen wurden aber bisher nicht gemacht.

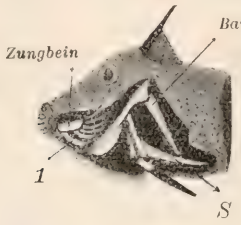
Es ist ja allerdings bekannt, dass der Schlammbeißer ganz unglaubliche Mengen Luft verschluckt. Er lässt sie aber bald wieder durch den After entweichen. Ermann (4) verstopfte den After durch Injektion von Wachs. Der Fisch „schwebte am Ende des zweiten Tages, wie ein *Diodon* auf der Oberfläche des Wassers, unfähig am Boden zu ruhen." Am dritten Tage erfolgte eine Explosion. Der Pfropf wurde herausgetrieben und der Fisch lebte wieder am Boden.

Man sieht also, der Schlammbeißer nimmt ganz ungeheuere Mengen Luft auf und doch tritt bei ihm kein Luftsack nach außen hervor. Er hat eben erstens einen sehr geraden Darm. Zweitens ist seine Bauchhöhle fest von 30 Rippen jederseits umschlossen. Die Balistiden haben hiergegen fast gar keine Rippen. Ihr Darm ist vielfach verschlungen (Fig. 8 u. 9). Außerdem wird noch die Bauchhöhle bei ihnen durch ganz besondere Verhältnisse ganz besonders nachgiebig. Dieses sollen erläutern die Figuren 1—5. Man sieht bei *Triacanthus* (Fig. 1) jederseits einen sehr kräftigen beweglichen Bauchstachel. In Fig. 2, 3, 4 sind die zwei Stacheln zu einem einzigen kleinen nur wenig beweglichen Stummel eingeschrumpft. In Fig. 5 fehlt auch dieser Stummel vollständig. Je kleiner aber der Stachel wird, um so mehr entwickelt sich ein Bauchsack. Eröffnet man die Bauchhöhlen der genannten Fische, so findet man, dass die Rückbildung der Stacheln auch zu Rückbildungen an ihren Trägern geführt hat. Hierdurch wurde aus einer sehr starren von Knochen umschlossenen Bauchhöhle eine sehr dehnbare, die für die Entstehung eines Luftsackes ganz besonders günstig ist. Diese Verhältnisse zeigen genauer die Figuren 13, 14, 15. Bei *Triacanthus* (Fig. 13) stützt sich der Träger der Bauchstacheln mit einem breiten Knochenfortsatz gegen den Schultergürtel.

Die Stützungsverhältnisse der Träger von Stacheln habe ich eingehender in meiner Abhandlung „Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische besprochen" (17). Ich habe dort darauf hingewiesen, dass die Träger von Flossen mit weichen Strahlen bewegliche knorpelhafte Gräten sind, welche zwischen Muskeln oder auch unter der Haut liegen. Werden jedoch die weichen Flossenstrahlen zu harten knöchernen Stacheln umgebildet, so nehmen auch die Flossenträger an Härte und Umfang zu. Aus den schlanken knorpelhaften Gräten werden breite knöcherne

Pfeiler, die sich gegen die Wirbelsäule oder andere feste Unterlagen stützen.

Dementsprechend ruhen denn auch die Bauchstacheln von *Triacanthus* auf einem ganz besonders festen Flossenträger, der sich mit einem breiten Fortsatze gegen den Schultergürtel stützt. Aber selbst diese feste Stützung scheint nicht die genügende Sicherheit zu bieten; denn sie wird jederseits durch einen langen Hautknochen unterstützt, der den Stachelträger und Schultergürtel zu einem dreiteiligen Gerüste abschließt (Fig. 13 Bauchknochen.) Derartige dreiteilige Gerüste sind ja ganz allgemein als ganz besonders fest anerkannt.



Triacanthus brevirost. Die beid. Bauchstacheln stützen sich auf ein 3teiliges Knochengerüst (Stachelträger, Schultergürtel, Bauchmuskelknochen. Fig. 13.

Monacanthus setifer. Beide Bauchstacheln bedeutend zurückgebildet und zu einem kleinen Stummel verwachsen. 3teiliges Gerüste gelöst. Träger der Stacheln an das untere Ende des Schultergürtels verschoben. Durch die Bewegungen des Trägers Bauchhöhle bedeutend erweitert (vgl. Fig. 13). Fig. 14.

Man findet sie z. B. an jenen „Wiener Stühlen, deren Lehne mit dem Sitze durch eine „Strebe“ verbunden ist. Diese „dreieckigen Verstrebungen“ kommen am Knochengerüste überaus häufig vor und man kann durch sie die Bedeutung vieler Knochen erklären, die bisher ganz unverständlich waren. Bei *Triacanthus* hat also der Bauchknochen die Bedeutung einer „Strebe“.

Die Rückbildung derartiger Stützungsverhältnisse tritt ein, wenn ein Stachel zurückgebildet wird wie z. B. bei *Monacanthus setifer* (Fig. 14). Wir finden hier das dreiteilige Gerüst gelöst. Der Stachelträger stützt sich nicht mehr gegen die Mitte des Schultergürtels, sondern gegen das untere Ende des Schultergürtels. Er ist also aus dem Inneren des Fisches nach außen verschoben und so zu einem Hautknochen geworden. Wir sehen also, die Rückbildung des Stachels hat eine Lösung der Stützungsverhältnisse bewirkt. Nur eines fällt auf.

Obgleich der Stachel fast vollständig zurückgebildet ist, so hat doch sein Träger keine dementsprechende Rückbildung erfahren. Der wagrechte Teil (*S* Fig. 13 u. 14) erscheint allerdings hochgradig verkleinert, aber der obere Teil des Trägers hat sogar eine Vergrößerung erfahren.

Diese Vergrößerung widerspricht unseren Beobachtungen bei Rückbildungen von Gliedmassen; denn beim Schwund einer Gliedmaße pflegt auch der Träger derselben zu schwinden, jedenfalls sich nicht zu vergrößern.

Für diese auffallende Vergrößerung findet man eine Erklärung, wenn man eine größere Anzahl von *Monacanthus*-Arten untersucht. Man bemerkt dann, dass der Stachelträger eine bedeutende Beweglichkeit besitzt und dass auch Muskeln an ihm vorhanden sind, welche den Fisch, befähigen willkürlich den Stachelträger so zu drehen, dass seine Spitze *S* (Fig. 14) einen Kreisbogen beschreibt.

Dieser Bogen wurde von mir an mehreren Arten von *Monacanthus* gemessen. Am größten ist er bei dem zottigen *Monacanthus penniciligerus* (Fig. 3). Bei Bewegungen des Stachelträgers beschreibt seine Spitze *S* einen Bogen von 45°. Der Fisch kann den Stachel soweit nach vorn drehen, dass er mit dem aufgerichteten Rückenstachel in eine Linie zu liegen kommt (Fig. 3). Bei *Monacanthus granulosus* (Fig. 2) beträgt die Beweglichkeit 30°, *Monacanthus pardalis* 20°, *Balistes assasi* 30°, *Balistes ringens* 15°. Noch bedeutender ist jedenfalls die Beweglichkeit bei *Triodon*, eine Fischart, die Boulenger (1) sehr mit Recht neuerdings zwischen Triacanthiden und Balistiden stellt, obgleich ihn noch Günther zu den Gymnodonten rechnet, also eigentlich zu den Kugelfischen zählte.

Günther (7) sagt von ihm: „Bauch zu einem großen, zusammengedrückten, hängenden Sacke ausdehnbar, dessen unterer Teil nur ein Hautlappen ist.“ Sehr treffend nennen die Franzosen den *Triodon* „le grand souffleur, eine ähnliche Benennung haben auch die Holländer.

Wir sehen also, dass die Balistiden mit ihrem Träger der Bauchstacheln recht ausgiebige Bewegungen machen können. Die Bewegungen sind willkürlich. Das beweisen die wohlentwickelten Muskeln des Trägers[1]).

Man kann also sagen: der Stachelträger des *Triacanthus* hat sich allmählich von einem Stützorgan zu einem Bewegungsorgan umgebildet. Hierdurch wird auch seine Vergrößerung verständlich. Wir wissen ja, dass auch beim Menschen die Muskeln und Knochen der Gliedmaßen durch gesteigerte Bewegungen ganz außerordent-

1) Genauer abgebildet und beschrieben habe ich die Muskeln im Anatom. Anzeiger 1899, S. 79—81, Fig. 15—18.

lich wachsen können. Geht z. B. ein Bein verloren, so entwickeln sich die Muskeln und auch Knochen des anderen Beines oft ganz ungeheuer. Ich erinnere hier nur an die einbeinigen Tänzer und an den armlosen Künstler Unthan, den Hans Virchow beschrieben hat. Wozu dienen nun die Bewegungen des Stachelträgers vom *Monacanthus*. Hierauf antwortet die Lebensweise des *Monacanthus* und seiner Verwandten. Klunzinger (9) berichtet uns, dass die Balistiden, zu denen ja auch der *Monacanthus* gehört, Klippfische sind. Wenn sie verfolgt werden, ziehen sie sich in ihre Schlupfwinkel, enge Felsspalten, zurück, aus denen sie schwer hervorzuziehen sind, da sie sich mit ihrem Rückenstachel gegen die Decke der Spalten stützen. Für den Aufenthalt in engen Felsspalten ist der flache Körper des *Monacanthus* ganz besonders geeignet. Das Schwimmen in sehr engen Spalten ist kaum möglich. Der Fisch kann hier sich nur mit Hilfe seines stacheligen Schwanzes, mit dem Rückenstachel und Bauchstachel vorwärts und rückwärts schieben. Hierbei ist gerade die Kürze dieser Stacheln ihm ganz besonders nützlich. Sie erinnern gewissermaßen an die kurzen Beine der Dachshunde und an die geschrumpften Gliedmaßen der schlangenartigen Saurier. Beim Vorwärtsschieben in engen Gängen ist ihm auch der bewegliche Träger des Bauchstachels von großem Nutzen. Er bietet ihm die Möglichkeit, sich „dünner zu machen". Bei den hierzu erforderlichen Bewegungen wird die Bauchhöhle bald erweitert, bald verengert, wie bei einem Blasebalge. Hierdurch entsteht allmählich ein so großer Bauchsack, wie ihn Günther schon bei *Triodon* beschreibt (siehe oben).

Dieser „Hängebauch" wird selbstverständlich immer mehr und mehr von den herabhängenden Eingeweiden ausgefüllt, besonders wenn der Fisch größere Mengen von Nahrung oder Luft aufnimmt. Wir haben bereits oben gesehen, dass der *Monacanthus* zur Luftaufnahme oft gezwungen wird. Besonders groß ist der Bauchsack und Magen bei *Monacanthus trossulus* (Fig. 5 u. 10). Die Bauchhöhle dieses Fisches ist aber auch bedeutend weiter als bei anderen Arten von *Monacanthus*. Dementsprechend ist auch bei ihm der ganze Träger des Bauchstachels hochgradig zurückgebildet (Fig. 10 u. 15). Einen ähnlichen Bauchsack haben auch einige nahe Verwandte des *Monacanthus (Alutera) trossulus*, die Fische *Alutera cinerea*, *punctata* und andere. Auch ihnen fehlt ein Bauchstachel vollständig, ihre Träger jedoch scheinen stark entwickelt zu sein, soweit sich dieses durch die Haut fühlen ließ. Leider konnte ich keinen dieser Fische zergliedern. Das wäre aber sehr wichtig; denn es ist anzunehmen, dass ihr Magen und Darm sehr ähnlich wie bei *Monacanthus trossulus* sind. Übrigens sind sie viel häufiger und auch viel größer als *Monacanthus trossulus* und daher viel bequemer zu untersuchen. — Gänzlich geschwunden ist

der Träger der Bauchstacheln bei *Diodon* und *Tetrodon*. Dementsprechend hat auch der Bauchsack dieser Fische eine so ungeheuere Ausdehnung erreicht, dass der Name „Kugelfisch“ für sie vortrefflich passt (Fig. 6, 11, 12).

Wir sehen also, der Träger der Bauchstacheln hat zunächst wie der Hebel eines Blasebalges gewirkt und durch seine Bewegungen allmählich die ganze Bauchhöhle so sehr ausgeweitet, dass schließlich ein so großer Bauchsack entstanden ist, wie wir ihn bei *Monacanthus trossulus* finden.

Hierauf ist der ganze Knochen geschwunden und der Fisch kann seinen Magensack auch ohne ihn aufblasen, wie wir einen Handschuh aufblasen können, nachdem wir ihn mit dem Handschuhweiter gedehnt haben.

Allerdings hat sich beim Kugelfisch anstelle des „Blasebalghebels“ ein anderes Pumpwerk entwickelt.

Gleichzeitig mit dem Schwinden des Bauchstachelträgers bemerkt man nämlich an den Vorfahren der Kugelfische die Vergrößerung anderer Knochen. Schon bei *Triacanthus* findet man jederseits den 1. Kiemenhautstrahl *1* bedeutend größer als die übrigen Strahlen (Fig. 13). Noch größer ist er bei *Monacanthus setifer* und *trossulus* (Fig. 14 u. 15). Bei *Diodon hystrix* jedoch bildet er jederseits eine breite Platte (Fig. 16, *1*). Sie wird vom Fische dazu benutzt, die Kiemenhöhle abwechselnd zu erweitern und zu verengern und so Luft und Wasser in den Magen zu pumpen. Hierzu ist die Platte auch mit ganz besonders kräftigen Muskeln versehen.

Dieses „Aufpumpen“ geht mit einer unglaublichen Geschwindigkeit vor sich. Das bemerkt man sofort, wenn man einen Kugelfisch aus dem Aquarium nimmt. In einigen Sekunden bläht er sich vollständig auf, wie ein Seelump (*Cyclopterus lumpus*), den man aus der Tiefe des Meeres gezogen hat. Dieser Fisch besitzt ja keine Schwimmblase, aber einen sehr weiten Magen, den er sofort vollständig aufbläht, sowie er aus einer Tiefe von 8 m an die Luft gezogen wird, d. h. er wird „trommelsüchtig“. Sehr anschaulich schildert dieses der vortreffliche Beobachter Hinkelmann. Er schreibt mir: „Ein Seelump, den man aus einer Tiefe von 8 m mit einem Netze an die Oberfläche zieht, wird nicht trommelsüchtig, sobald man ihn unterhalb der Oberfläche aus seinen Banden befreit und ihn sofort sich selbst überlässt. Unter Umständen kann man ihn sogar aus dem Wasser heben und er wird nicht trommelsüchtig, solange er das Maul nicht aufreißt. „Tut er's, dann ist es um ihn geschehen.“

Der Seelump geht also schnell an der Trommelsucht ein. Der erwachsene *Tetrodon cutcutia* hingegen überwindet sie leicht. Legt man ihn zurück ins Wasser, so lässt er allmählich die aufgenommene

Luft wieder ausströmen und schwimmt ungefährdet davon. Ganz junge *Tetrodon cutcutia* von etwa 1 cm Länge gehen aber schnell an der Trommelsucht ein. Wenn sie an die Luft kommen, blähen sie sich sofort zu einer vollständigen Kugel auf. Offenbar entstehen in ihrem Magen Risse und die ganze Körperhaut wird zu einem gewaltigen Emphysem aufgetrieben. Ja ich sah sogar, dass selbst junge *Tetrodon cutcutia* von 2—3 cm Länge nur sehr schwer die aufgenommene Luft wieder abgeben können. Sie halten sich daher stets am Grunde. Nur hin und wieder füllen sie ihren Magen mit Wasser, wenn sie erregt werden. Sie „erziehen" ihn hierdurch gleichsam zur Aufnahme von Luft. Übrigens sollen auch erwachsene *Tetrodon cutcutia* nur selten größere Mengen Luft aufnehmen. Sie füllen ihren Bauchsack meist nur mit Wasser, besonders wenn sie miteinander kämpfen. Sie sind nämlich ganz außerordentlich bissig. Diese Angaben machte mir Herr Paul Schäme in Dresden, einer der besten Kenner des *Tetrodon cutcutia*; denn er hat große Mengen dieses Fisches gezogen. Ähnliche Angaben machten mir auch Dr. Hugh Smith, Direktor von Woods Hall in Washington. Er schrieb mir, dass *Tetrodon maculatus* ganz besonders bissig sei und dass sein Bauchsack meistens halb mit Wasser gefüllt ist, wenn man ihn aus dem Aquarium nimmt. Er „kompletiert" dann die andere Hälfte mit Luft. Auch von *Diodon* schreibt Günther (7), es sei anzunehmen, dass er seinen Magen häufig mit Wasser fülle.

Jedenfalls ist es auch für die Kugelfische oft von großem Nutzen, dass ihr Bauchsack ein Gemisch von Luft und Wasser enthält, besonders, wenn sie zur Zeit der Ebbe auf dem Trocknen liegen bleiben. — Aus all' diesen Tatsachen geht wohl hervor, dass die Kugelfische erst allmählich die Fähigkeit erworben haben, größere Mengen Luft schadlos aufzunehmen und wieder abzugeben, ja es muss sogar jeder einzelne junge Kugelfisch diese Fähigkeit wieder aufs neue durch allmähliche Gewöhnung erwerben, sonst geht er an der Trommelsucht ein, wie ein Seelump und andere Fische. So zeigt sich denn auch hier, dass bei allmählicher Gewöhnung und Anpassung oft sehr tiefgreifende Einwirkungen den Tierkörper nicht schädigen, sondern bloß hochgradig verändern. Machen sich jedoch dieselben Einwirkungen plötzlich geltend, so bedingen sie Krankheit oder Tod. Ja viele unserer Krankheiten entstehen nur dadurch, dass wir oft nicht imstande sind, uns veränderten Verhältnissen anzupassen. — Wir haben also gesehen, dass *Tetrodon cutcutia* meistens seinen Bauchsack nur mit Wasser füllt und nur gelegentlich mit Luft „kompletiert". Überhaupt ist die Häufigkeit der Luftaufnahme bei den Kugelfischen sehr verschieden — je nach ihren Lebensverhältnissen. Am meisten Luft aufnehmen kann offenbar *Diodon hystrix*, vgl. Fig. 6. Er lebt — wie mir das Carl Möbius (11)

persönlich sehr anschaulich schilderte — an flachen Küsten und wird oft von der Brandung ans Land geschleudert.

Tetrodon cutcutia hingegen lebt in Flüssen Indiens und gerät daher wohl nur selten aufs Trockene. Er ist also wohl nur selten dazu gezwungen, außerhalb des Wassers zu leben. Infolgedessen ist denn auch seine Fähigkeit Luft aufzunehmen und sein Bauchsack weniger entwickelt. Noch kleiner soll der Bauchsack bei *Tetrodon fluviatilis* sein, der Gebirgsströme hinaufsteigt. Auch *Tetrodon fahaka* steigt den Nil hoch hinauf. Gewiß ist es sehr bemerkenswert, dass 2 *Fahaka* aus dem Sudan, die seit 6 Jahren im Grottenaquarium zu Kairo leben, sich gar nicht mehr aufblähen. Hingegen ist bekannt, daß die *Fahaka*, welche man früher häufiger im Delta beobachtete, sich recht erheblich aufblähten. Leider kann man jetzt im Nil hierüber keine vergleichenden Untersuchungen mehr anstellen, da der *Fahaka* im unteren Nil so gut wie ausgestorben ist. So schreiben mir Prof. Schweinfurth und Dr. Bannwarth aus Kairo. Es geht aber schon aus den bisherigen Beobachtungen hervor, dass der *Fahaka*, je nach seinem Wohnort im Nil, seine Fähigkeit, Luft aufzunehmen, bedeutend ändert.

Es gibt aber auch einige Arten von *Tetrodon*, die an steilen Abhängen im Meere leben und daher selbstverständlich nur ausnahmsweise auf das Trockene geraten. Sie haben dementsprechend nur einen sehr schwach entwickelten Luftsack. Hierher gehört z. B. der *Tetrodon scleratus* (Fig. 7). Bei ihm ist der Luftsack nicht mehr so deutlich vom Magen abgeschnürt, wie bei anderen *Tetrodon*-Arten und hat daher eine Form angenommen, die an *Diodon* erinnert, also an Formen, die bei den Vorfahren des *Tetrodon* vorkommen. Sein schlanker Körper erinnert sogar an den *Triacanthus* und den noch entfernteren fossilen *Pleuracanthus*.

Bei *Tetrodon scleratus* ist aber nicht bloß der Luftsack hochgradig zurückgebildet, sondern auch sein „Pumpwerk“. Das zeigt Fig. 16 B.

Bei *Diodon hystrix* ist der erste Kiemenhautstrahl (*1*) in eine breite Knochenplatte umgebildet, die von Knochenleisten versteift wird. Bei *Tetrodon rubripes* (A) ist schon eine Rückbildung der Platte eingetreten, entsprechend der Verkleinerung seines Luftsackes. Bei *Tetrodon scleratus* hat aber die Platte eine Form angenommen, die lebhafter an den Strahl *1* von *Monacanthus trossulus* erinnert. Versteift wird sie nur dadurch, dass sie ausgehohlt ist.

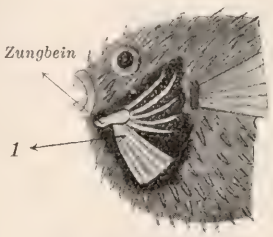
Wir sehen also eine Vergrößerung des Strahles *1* von *Triacanthus* bis *Diodon* (Fig. 13—16), eine Rückbildung bei *Tetrodon rupribes* und *scleratus* (Fig. 16, A u. B).

So ist denn eine Vermutung bestätigt, die ich schon vor Jahren ausgesprochen habe. Ich schrieb 1899: „Man findet den Kugelfisch

an Abhängen der Küste, ja sogar in Flüssen (*Tetrodon fahaka*, Nil; *Tetrodon fluviatilis*, Brackwasser und Flüsse Ostindiens). Es wäre wertvoll festzustellen, ob an diesen Flußfischen eine Rückbildung des Luftsackes statthat. Unmöglich wäre es nicht, da die Fähigkeit sich aufzublähen, bei den verschiedenen *Tetrodon*-Arten verschieden ist."

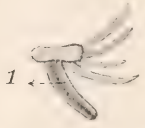
Diese Vermutungen wurden also durch meine neueren Untersuchungen vollkommen bestätigt. Dieselben Untersuchungen haben aber zugleich auch noch einige andere Vermutungen als richtig er-

Monac. trossulus. Bauchstacheln vollständig geschwunden. Ihr Träger hochgradig zurückgebildet (vgl. Fig. 5 u. 10). Fig. 15.



Diodon hystrix. Träger der Bauchstacheln vollständig geschwunden. 1. Kiemenhautstrahl hochgradig vergrößert und zu einem Pumpwerk ausgebildet. Vgl. auch Fig. 13, 14, 15 (*1*). Fig. 16.

Tetrodon rubrip. Kiemenhautstrahl. Fig. 16 A.



Tetrodon sceleratus. Fig. 16 B.

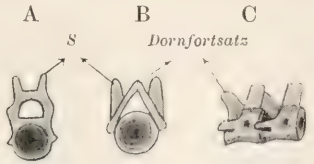
wiesen. Ich schrieb 1899: „Man liest noch immer in einigen Handbüchern, dass bei *Tetrodon* die Wirbelsäule unvollkommen geschlossen und überhaupt unvollkommen verknöchert ist [2]), und doch hat schon Hollard vor 40 Jahren nachgewiesen, dass sie vollständig geschlossen ist, dass nicht eine Spina bifida besteht, sondern bloß eine Spaltung der Dornfortsätze (Fig. 17), wie sie ja auch am Halsteile eines jeden Menschen vorkommt, allerdings beim Menschen in viel geringerem Grade.

Beim Menschen bilden die gespaltenen Dornfortsätze eine Muskelrinne, in welcher die Musculi interspinales liegen. Sie haben die Bestimmung, die Dornfortsätze einander zu nähern und so

2) Diese Angabe findet man auch jetzt noch in den neuesten Werken.

den Hals rückwärts zu biegen. Diese Bewegung ist an der Halswirbelsäule des Menschen mehr ausgebildet als an anderen Teilen der Wirbelsäule und infolgedessen findet man auch die Musculi interspinalis ganz besonders stark an den Halswirbeln entwickelt.“ Genau dasselbe kann man beim *Tetrodon* beobachten. Er kann den vorderen Teil seiner Wirbelsäule sozusagen zu einer Art „Katzenbuckel“ krümmen und so der Kugelform des Luftsackes anpassen. Wenn er diese Fähigkeit nicht besäße, würde seine Wirbelsäule beim Aufblähen des Bauchsackes zerbrechen. Zum Ausgleich dieses „Katzenbuckels“ dient ein paariger Muskel, der in der Rinne liegt, welche von den gespaltenen Dornfortsätzen gebildet wird.

Hollard gibt an, dass die Zahl der gespaltenen Dornfortsätze bei den verschiedenen *Tetrodon*-Arten verschieden ist. An Skeletten des Museums für Naturkunde in Berlin konnte ich diese Angabe bestätigen. Nicht unwichtig wäre es, festzustellen, ob an jenen *Tetrodon*-Arten, deren Fähigkeit sich aufzublähen gering ist, auch die Zahl der gespaltenen Dornfortsätze geringer ist.



von vorn gesehen *Tetrodon rubripes.* — von vorn 7. u 8. Wirbel von *Diodon hystrix.* — von d. Seite

Fig. 17.

Nach meinen neuesten Untersuchungen ist das allerdings bei den Kugelfischen der Fall. Am meisten aufblähen kann sich *Diodon hystrix*, weit weniger *Tetrodon rubripes*, *hispidus*, *cutcutia*, *scleratus* und *margaritatus*. Dieser Tatsache entspricht auch der Bau ihrer Wirbel. *Diodon hystrix* hat zwischen Hinterhaupt und Rückenflosse 10 Wirbel — alle mit gespaltenen Dornfortsätzen, *Tetrodon hispidus* und *cutcutia* haben 7 Wirbel — hiervon 4 mit gespaltenen Dornfortsätzen, *Tetrodon scleratus* und *margaritatus* 6 Wirbel — hiervon 3 mit gespaltenen Dornfortsätzen.

Übrigens ist nach meinen neueren Untersuchungen der Ausdruck „gespalten“ nicht richtig. Ich habe ihn aus der menschlichen Anatomie herübergenommen, dort ist er allgemein gebräuchlich.

Bei den Kugelfischen liegen jedoch die Verhältnisse anders.

Ich finde bei *Diodon hystrix* den ersten Wirbel von der Form Fig. 17 A, den siebenten und die folgenden jedoch von der Form B, d. h. sie haben einen deutlichen Dornfortsatz und zwei seitliche Fortsätze. Es sind also zwei seitliche Fortsätze neben dem Dorn-

fortsatze entstanden. Hierauf wurde der Dornfortsatz zurückgebildet und es entstand so die Form Fig. 17 A.

Hollard (8) nimmt allerdings ein dédoublement des apophyses epineuses an, weist aber darauf hin, dass bei den Gymnodonten apophyses transverses vorhanden sind, während sie bei anderen Knochenfischen selten vorkommen. Es scheint aber, dass Hollard ein trockenes Skelett von *Diodon hystrix* untersuchte.

Ich habe hiergegen die Knochen, Bänder und Muskeln von *Diodon hystrix* sehr genau an gut erhaltenen Spirituspräparaten untersucht. Übrigens sind ja die Fortsätze an den Wirbeln sehr wechselnd und mannigfaltig. Es handelt sich hier meistens um Gelenkfortsätze und diese zeigen nach Tornier höchst mannigfaltige Verhältnisse.

Ich mache übrigens darauf aufmerksam, dass die gegabelten Dornfortsätze der Kugelfische für die Bestimmung fossiler Fischreste von großer Bedeutung sind. Soweit mir bekannt, besitzt außer *Tetrodon*, *Diodon* und *Orthagoriscus* keine andere Fischart gegabelte Dornfortsätze.

Findet man also Wirbel mit solchen Fortsätzen in Verbindung mit anderen Fischresten, so hat man ganz sicher einen dieser Fische vor sich.

Auch der Kiemenhautstrahl *I*, der bei *Diodon* zu einer Platte verbreitert ist (Fig. 16), genügt zur Bestimmung eines *Diodon*. Auf ähnliche höchst eigenartige Knochen habe ich schon in meinem „Vorfahren der Schollen“ hingewiesen (19). Ich habe dort gezeigt, dass man nach zwei Knochen recht genau Schollen bestimmen kann.

Auch bei den Welsarten haben die Gelenkköpfe, der Bauchstachel und die Sperrknochen der Rückenflosse oft so eigenartige Formen, dass man häufig schon nach ihnen Bestimmungen machen kann. Ich habe in meinen „Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische“ gezeigt, dass der Umfang und die Krümmungen einiger Sperrknochen bei manchen Welsarten ganz genau mit dem Zirkel und Winkelmaß bestimmbar sind.

Ganz gewiss haben viele Tiere einige derartige leicht erkennbare Knochen und daher glaube ich, es wäre sehr wünschenswert, wenn andere Anatomen, meinem Beispiele folgend, diese Knochen in Wort und Bild beschreiben wollten. Hierdurch könnte man gewiss dem Paläontologen seine mühsamen Arbeiten sehr erleichtern, besonders, wenn jemand diese Beschreibungen zu einem Leitfaden zusammenstellen würde.

Jedenfalls ist es höchst wünschenswert, dass man beim Bestimmen fossiler Fischknochen auf die Dornfortsätze der Wirbel achtet. Vielleicht würde es dann gelingen, einige neue fossile Kugelfische zu entdecken. Bisher sind ja nur einige spärliche Knochenreste von *Diodon* bekannt.

Etwas besser bekannt sind uns entferntere Verwandte der Kugelfische, jene hochinteressanten Mischformen von *Triacanthus* und *Balistes*, die in der Kreide von Monte Balca und Glaris vorkommen — *Protobalistum*, *Acanthoderma*, *Acanthopleurus*.

Diese Fische sind gleichsam „Sammelformen". Auch der *Glyptocephalus* ist offenbar eine Sammelform. Er hat den Schädel eines *Balistes*, sein Körper aber ist mit Höckern bedeckt, die in regelmäßigen Reihen angeordnet sind. Genaueres hierüber siehe Lit.-Anh. Nr. 2, 23, 24.

Entferntere Verwandte der Haftkiefer sind nach Dareste, Klunzinger (9) und Boulenger (1) auch die Acronuriden. Sie haben einen ähnlichen Körperbau und auch eine ähnliche Lebensweise wie die Haftkiefer, d. h. sie leben in Korallenriffen. Auch ihre inneren Organe erinnern bis zu einem gewissen Grade an die Haftkiefer. Der Magen von *Acanthurus* ist ähnlich gebaut, wie der Magen einiger Arten des *Balistes* und *Monacanthus* (Fig. 9). Der Magen von *Naseus unicornis* aber hat die Kugelform des Magens von *Monacanthus trossulus* (vgl. Fig. 10). Eine derartige Kugelform entsteht — wie wir gesehen haben — wenn elastische Hüllen häufiger prall mit Luft und Wasser gefüllt werden. *Naseus* wird also durch seine Lebensweise häufiger gezwungen, größere Mengen Luft aufzunehmen. Trotzdem konnte bei ihm die Erweiterung des Magens nicht so weit fortschreiten, dass schließlich ein Luftsack bruchartig hervorquoll, wie bei den Kugelfischen; denn seine Bauchhöhle ist fest von starken Rippen umschlossen, während die Balistiden fast gar keine Rippen haben. Außerdem wird bei ihm der Raum zwischen den freien Enden der Rippen vollständig vom Träger der Bauchflossen ausgefüllt. Befestigt ist er am unteren Ende des Schultergürtels, wie bei den Balistiden (Fig. 14). Er ist ganz besonders kräftig entwickelt; denn er trägt zwei Bauchflossen mit kräftigen, stacheligen Strahlen, die von kräftigen Muskeln bewegt werden. Die Ansatzpunkte dieser Muskeln tragen auch dazu bei, den Umfang des Trägers zu vergrößern.

Hiergegen sind bei *Monacanthus trossulus* die Bauchflossen vollständig geschwunden und ihr Träger ist fast ganz zurückgebildet (Fig. 10, 15).

Dieser Schwund ist ein wesentlicher Unterschied zwischen den Balisten und den Kugelfischen. Jedenfalls hat er das Hervorquellen eines Luftsackes in hohem Grade begünstigt.

Die Neigung zum Flossenschwund ist auch bei den Acronuriden sehr bemerkbar, aber in geringerem Grade.

Günther (6), Lütken (10) und Klunzinger (9) haben sie sehr schön in Bild und Wort beschrieben.

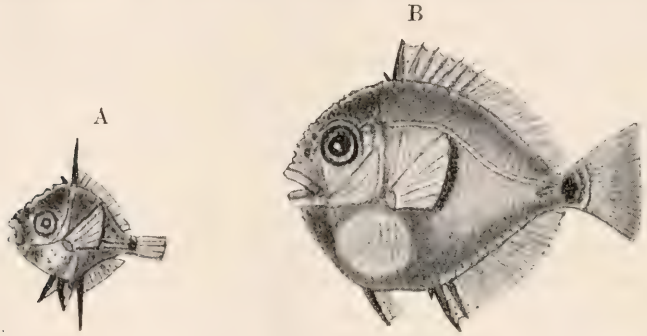
Günther weist nach, dass die Jugendformen von *Naseus unicornis* mit auffallend großen Bauch und Rückenstacheln be-

wehrt sind. Im späteren Alter verkleinern sie sich so sehr, dass man früher diese Jugendformen als eine besondere Gattung ansah (Keris).

Besonders groß sind die Bauch-, Rücken- und Afterstacheln auch bei Jugendformen von *Acanthurus coerulens* (Fig. 18 A u. B). Lütken bildet sie in seinem hochinteressanten Werke Spolia atlantica ab. Ich gebe hier die Abbildungen wieder, da das Werk nur wenig verbreitet und bekannt ist.

Die ganze Gestalt dieser Jugendformen ist so auffallend, dass auch sie als eine besondere Gattung — *Acronurus* — beschrieben wurden.

Klunzinger, der beste Kenner der Fische des roten Meeres, stimmt Günther und Lütken bei (S. 81) (9). Die Jugendform eines *Acanthurus* ist offenbar auch das *Callamostoma*, ein kleiner



Die Rückenbildung der Stacheln bei Jugendformen von *Acanthurus caerulens* n. Lütken. Fig. 18.

Fisch aus dem Eozän des Monte Bolca, von Steindachner (14) beschrieben. Ganz besonders auffallend sind an ihm seine ungeheueren Rückenstacheln. Ich habe diese Jugendform in meinen „Umbildungen" u. s. w. abgebildet.

Neben der Neigung zum Flossenschwunde haben die Acronuriden noch eine andere Neigung gemeinsam mit den Balistiden, d. i. an der Stirne Auswüchse, ja sogar Hörner zu bilden. Unter den Acronuriden findet man einen *Naseus frontisconis*, unter den Balistiden einen *Monacanthus rinoceros* und *nasicornis*.

Bei *Acanthurus* entstehen diese Hörner, wenn die Fische schon eine Länge von etwa 10 cm und mehr erreicht haben. Jedenfalls handelt es sich beim Neubilden solcher Hörner und beim Rückbilden von Stacheln um Anpassungen an Veränderungen des Lebens, die plötzlich in einem bestimmten Lebensalter eintreten.

Lütken hat noch viel bedeutendere Umwandelungen an den Larven sehr zahlreiche Meeresfische nachgewiesen. Er nennt sie „Hemimetamorphosis" und allerdings erinnern sie an die Meta-

morphosen vieler Tiere. Überblickt man seine Abbildungen, so erstaunt man über die ungeheueren Veränderungen, die jedenfalls in kurzer Zeit an den Larven vor sich gehen. Unwillkürlich fragt man: Wodurch entstehen sie? Soweit mir bekannt, blieb diese Frage bisher unbeantwortet. Ich meine aber ein Teil von ihnen entsteht dadurch, dass plötzlich Hochseeformen, also Oberflächenformen in Küstenformen, also Bodenformen umgewandelt werden.

Ein bekanntes Beispiel hierfür sind die Veränderungen, die an den Larven der Schollen (Pleuronectiden) vorsichgehen, wenn ihre „pelagischen Formen" sich in Küstenformen umwandeln.

Diese Larven entstehen aus Eiern, die auf dem offenen Meere schwimmen. Sie verbleiben auch auf dem Meere eine Zeitlang. Sie schwimmen dort aufrecht und haben zu jeder Seite des Kopfes ein Auge, wie alle übrigen Fische. Haben sie jedoch eine Größe von etwa 1 cm erreicht, so ziehen sie an die Küste und vergraben sich dort in den Sand. Hierdurch werden sie in wenigen Tagen ganz ungeheuer umgewandelt. Stephen Williams (22) hat nachgewiesen, dass in einigen Tagen ein Auge auf die andere Seite des Kopfes „hinüberwandert". Ganz selbstverständlich werden dadurch die Augenmuskeln sehr bedeutend verlagert, ja z. T. sogar zum Schwunde gebracht. Die Gesichtsknochen werden bedeutend verbogen und auch die inneren Organe erleiden große Umwälzungen, so große, dass man sich wundern muss, wenn nur ein geringer Teil der Larven an ihnen eingeht. (Thilo 19 u. 20.) Ganz sicher treten ähnliche Veränderungen auch bei anderen Fischarten ein, wenn sie vom offenen Meere zur Küste übersiedeln. Besonders ihre Gliedmaßen müssen sich dann zu allererst den veränderten Verhältnissen anpassen. Auch bei den Schollen wurden ja zu allererst die Gliedmaßen umgewandelt. Das erkennt man deutlich, wenn man ihre fossilen Vorfahren betrachtet. Diese waren dem jetztlebenden *Zeus* ähnlich, der ja ganz besonders stark entwickelte Stacheln trägt. Schon 1901 habe ich darauf hingewiesen, dass die Schollen, trotz ihrer schwachen Flossen besonders kräftige Flossenträger haben (19). Ich sprach daher die Vermutung aus, dass es gewiss versteinerte Fische gibt, deren Flossenstrahlen zwischen *Zeus* und den Schollen stehen. Hierauf zeigte Boulenger (1), dass der fossile *Amphistium* allerdings solche Flossenstrahlen hat und seinen ganzen Knochenbau nach zwischen *Zeus* und dem Steinbutt (*Rhombus*) steht. Infolgedessen stellte er *Zeus*, *Amphistium* und *Rhombus* zu einer Abteilung zusammen, die er *Zeo-Rhombi* nannte.

Eine ähnliche Rückbildung der Stacheln bemerkt man, wenn man fossile Balistiden mit jetztlebenden vergleicht. Die fossilen *Protobalistum*, *Acanthopleurus*, *Acanthoseratus* haben ganz besonders

kräftige Stacheln, während bei einigen jetzt lebenden *Monacanthus*-Arten die Stacheln fast ganz zurückgebildet sind.

Bei ihnen werden die Stacheln so sehr zurückgebildet, weil sie in Korallenbrunnen und engen Felsspalten leben und sich sozusagen zu „Höhlenbewohnern" ausbildeten. Bei den Acronuriden hingegen werden die Stacheln nur z. T. zurückgebildet, weil die Fische nicht ausschließlich in Korallenriffen leben, sondern auch häufiger das offene Meer aufsuchen. Nach Günther (6) berichten z. B Quoy und Gaymard, dass im Karolinenarchipel *Acanthurus strigatus* periodisch sich der Küste in ungeheuren Mengen dem Ufer nähern.

Die Acronuriden sind also keineswegs so vollständige Riffbewohner wie die Balistiden und daher stammen denn auch die Verschiedenheiten, die wir an beiden Fischarten wahrnehmen.

Zwei Hauptunterschiede sind — das Fehlen der Rippen und das vollständige Schwinden der Bauchstacheln und ihrer Träger bei den Balistiden.

Diese beiden Eigentümlichkeiten gaben jedenfalls auch den Ausschlag bei der Bildung eines Luftsackes.

Wir haben oben gesehen, dass die Rückbildung der Stacheln einigen Haftkiefern (Balistiden) von großem Nutzen war bei ihren Bewegungen in engen Felsspalten, dieser Nutzen war aber nur vorübergehend; denn gerade diese Rückbildung führte zur Entstehung eines Luftsackes, der bei den Kugelfischen so hochgradig entwickelt ist, dass er ihnen den Aufenthalt in engen Felsspalten sehr erschwert. Ja er zwingt sie sogar offenes Wasser aufzusuchen und sogar Flüsse hinaufzusteigen.

Alles dieses sind doch höchst wechselvolle Verhältnisse! In ihnen zeigt sich kein bestimmter Bauplan, sondern doch nur das Zusammentreffen sehr verschiedenartiger Lebensbedingungen, mit sehr eigenartigen körperlichen Verhältnissen. Das tritt schon hervor, wenn wir die Hauptformen der Haftkiefer überblicken (Fig. 1 bis 8). Man betrachte doch nur den schlanken Körper von *Triacanthus*, den flachen von *Monacanthus*, die Kugelform von *Diodon* und zuletzt wieder den schlanken Körper von *Tetradon sceleratus*.

Man sieht dann deutlich, wie bei den Haftkiefern Luftsäcke **entstehen und vergehen.**

Ergebnisse.

1. Nach meinen Untersuchungen sind bei den Kugelfischen die Luftsäcke ebenso entstanden, wie bei ihren Verwandten, den Balistiden — durch eine Erweiterung des Magens.

2. Bei den Balistiden trat diese Erweiterung ein, als das feste Knochengerüste der Bauchhöhle gelöst wurde, das bei vielen *Balistes*-Arten die Bauchhöhle zusammenhält.

3. Die Lösung erfolgte, als die Bauchstacheln zurückgebildet wurden, die sich auf dieses Gerüste stützten. Fig. 1—6. Hierbei wurde der Träger der Bauchstacheln aus der Bauchhöhle nach unten verschoben und zu einem beweglichen Hautknochen umgebildet. Fig. 14.

4. Durch die Bewegungen dieses Knochens wurde die Bauchhöhle allmählich zu einem schlaffen Sacke ausgedehnt, in welchen die Eingeweide hinabsanken.

5. Allmählich schwand dieser bewegliche Hautknochen. Fig. 15.

6. Zugleich mit dem Schwinden dieses Knochens vergrößerte sich der erste Kiemenhautstrahl und bildete sich zu einem „Pumpwerke“ aus. Fig. 13, 14, 15, 16.

7. Dieses Pumpwerk beförderte oft große Mengen von Luft und Wasser in den Magen, da die Balistiden oft gezwungen sind in flachen, luftarmen Gewässern zu leben und sich dann mit einem Vorrate von Luft zu versorgen.

8. Hierdurch wurde die Bauchhöhle zu einem großen Luftsacke erweitert. Begünstigt wurde die Erweiterung besonders dadurch, dass die Balistiden nur sehr schwach entwickelte Rippen haben.

9. Die Entstehung des Luftsackes aus dem Magen ist bei *Diodon* deutlich nachweisbar, da bei ihm der Magen allmählich in den Luftsack übergeht. Bei *Tetrodon* hingegen ist der Magen durch einen Ringmuskel vom Luftsack abgeschnürt. Fig. 11 und 12. (Nils Rosén Literatur-Nr. 13.)

10. Bei *Tetrodon*-Arten, die in Flüssen und an steilen Abhängen der Meeresküste leben, ist der Luftsack hochgradig zurückgebildet, da diese Fische nur selten dazu gezwungen sind, außerhalb des Wassers zu leben. Man sieht das Entstehen und Vergrößern des Luftsackes von *Triacanthus* bis *Diodon* Fig. 1—6. Das Vergehen bei *Tetrodon scleratus* Fig. 7 Seite 525.

11. Gleichzeitig mit dem Luftsacke wird auch sein „Pumpwerk“ zurückgebildet. Die breite Platte (Fig. 16, *1*) ist schon bei *Tetrodon rubripes* verkleinert (A), bei *Tetrodon scleratus* ist sie nicht mehr viel größer als bei einigen Balistiden (Fig. 15).

12. Bei *Diodon* ist die Wirbelsäule zwischen Hinterhaupt und Rückenflosse ganz besonders biegsam und so der Kugelform des Luftsackes angepasst. Hierzu sind die Dornfortsätze der Wirbel gegabelt. Sie bilden so eine Muskelrinne. Bei *Diodon* haben alle 10 Wirbel zwischen Hinterhaupt und Rückenflosse solche gegabelte Dornfortsätze Fig. 17 A. Bei *Tetrodon scleratus* und anderen *Tetrodon*-Arten mit zurückgebildetem Luftsacke ist nur die Hälfte dieser Wirbel an ihren Dornfortsätzen gegabelt.

13. Gegabelte Dornfortsätze kommen unter den Fischen nur bei den Kugelfischen und bei *Ortagoriscus* vor. Sie bilden daher

ein höchst wertvolles Merkmal zur Bestimmung fossiler Fischknochen.

Eine zusammenfassende Beschreibung derartiger Knochen aller Tiere ist als Leitfaden zur Bestimmung fossiler Knochen sehr wünschenswert.

14. Die Rückbildung der Flossenstrahlen bei den Haftkiefern, Schollen und vielen anderen Meeresfischen (Nr. 10) wurde durch Anpassungen an veränderte Lebensbedingungen und an veränderte Bodenverhältnisse hervorgerufen.

Zum Schluss erkläre ich hier ganz ausdrücklich: Ich behaupte in dieser Arbeit nicht, dass die Kugelfische vom *Monacanthus trossulus* abstammen, wohl aber, dass ihre Vorfahren ihm ähnlich waren. Ich fühle mich zu dieser Erklärung veranlasst, da mir schon einmal ein derartiger Stammbaum aufgebürdet wurde. Ich sollte behauptet haben, die Schollen stammen vom *Zeus faber* ab. Ich hatte jedoch ausdrücklich erklärt, dieses sei nicht meine Ansicht, sondern es ist anzunehmen, dass die Zeïden und Pleuronectiden dieselben Vorfahren hatten. Diese Annahme hat auch Boulenger (1) durch Auffinden fossiler Formen bestätigt. Auf Grund meiner und seiner Untersuchungen hat er die Fischarten *Zeus*, *Amphistium* und *Rhombus* in der Abteilung der *Zeo-Rhombi* zusammengestellt.

Die vorliegende Arbeit konnte ich nur mit Hilfe wohlwollender Kollegen zum Abschluss bringen. Ich sage daher meinen herzlichsten Dank den Direktoren der naturhistorischen Museen, die mir das wertvolle Material zu meinen Arbeiten lieferten, den Professoren Brauer-Berlin, Steindachner-Wien, Hertwig-München, Berg-Moskau, Hugh Smith-Washington. Außerdem meinen lieben Freunden Prof. Klunzinger-Stuttgart, Dr. Pappenheim-Berlin und den Herren Leonhardt und Schäme in Dresden.

Literatur.

1. Boulenger, G. A., Übersicht der Unterordnungen und Familien der Teleostier, Übers. von Hilgendorf. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 1904, Bd. 1, H. 2.
2. Bronn Lethaea, Geognost. Teil 5, p. 374. *Acanthapleur. ser.* Ag. Tafel XXXIII[2] Fig. 11, Kreideformation Glaris 2 Bruststacheln, 1 Rückenstachel m. folg. weich. Strahlen. Dieser Stachel bei einigen Arten gezähnelt. Ähnl. *Triac.* und *Bal. Acanthoderma* Ag. Taf. XXXIII[2] Fig. 8, Teil 5, p. 374. Ähnl. *Bal.* Kräft. Nackenstachel, 15—16 Wirbel. Selten.
3. Dönitz, Über die Gelenke der Rücken- und Afterflosse des *Tenties*. C. V. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Med. von Reich u. Dubois-Raymond. 1876, p. 210.
4. Ermann, Unsers. über d. Gase i. d. Schwimmblase u. s. w. Annal. d. Physik, Jahrg. 1808, S. 113—115.
5. Göppert, Ernst, Unters. z. Morph. d Fischrippen. Morphol. Jahrb. 1895.

6. Günther, A., Museum Godeffroy Fische der Südsee. Heft IX, 1875, Hamburg.
7. Derselbe, Handb. d. Ichthyol. Wien, Geraldsohn, 1886.
8. Hollard, M. A., Monogr. d. Balist. An. d. scienc. nat. Paris 1854. IV Serie Zool. Tome I.

Derselbe, Etudes sur les Gymnodontes et en particullier sur leur ostéologie et sur les indications qu'elle peut fournir pour leur Classifications. An. d. scienc. nat. Quatr. Serie Zoologie Tome III. 1857.

9. Klunzinger, C. B., Synopsis der Fische des roten Meeres. Abhandl. d. zool.-botan. Ges. in Wien, 1870.

Derselbe, Die Fische des roten Meeres. Stuttgart 1884. Schweizerbart.

10. Lütken, Dr. Chr., Spolia Atlantica. Bidrag tit Kundskab om Formforandringer hos Fiske. Vidensk. Selsk. Skr. 5 Raekke, naturwidenskabelig og mathematisk. Afd. XII 6 Kjobenhavn. Bianco Lunus 1880. Mit einem französ. Resumé.
11. Möbius, Carl, Beitr. z. Meeresfauna d. Insel Mauritius u. d. Sechellen. Berlin 1880.
12. Reuleaux, Franz, Kinematik im Tierreiche. Lehrb. d. Kinematik Bd. II. Braunscheig 1900, Vieweg u. Sohn.
13. Rosén, Nils, Studies on the Pleotognathes. Arkiv. för Zoolog. Upsala und Stockholm 1912 Almquist and Wiksels Boktryokeri A.—R.
14. Steindachner, Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1863, Bd. LXVII, p. 133. *Calamostoma cranossae* Heckel. Natürl. Gr.
15. Sörensen, William, Om Oppustningsaecken has *Tetrodon* og Aanderaettet has Clarias Naturhistorick Tidskrift. 3 Raekke, Bd. 3, Kjobenhavn 1883.
16. Smitt, Prof. T. A., Stockholm. Skandinavien Fisher. Stockholm, Nordstedt, Berlin, Friedländer.
17. Thilo, Dr. O., Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische. Morphol. Jahrb. 1896.
18. Derselbe, Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anatom. Anz. 1899.
19. Derselbe, Die Vorfahren der Schollen. Bulletin de l'Académie Imp. des Sc. de St. Petersbourg. V. Ser. Bd. XIV, Nr. 3. 1901. Deutsch zu haben bei Friedländer u. Sohn in Berlin, Karlstr. Hiervon Referate in Zoolog. Anzeig. 21 April 1902. Biolog. Centralbl. 15. Nov. 1902.
20. Derselbe, Die Eingeweidebrüche der Schollen. Medizin. Naturwissenschaftl. Archiv. Wien, Urban u. Schwarzenberg. 1908.
21. Derselbe, Verknöcherte Schwimmblasen. Zoolog. Anzeig. 11. Febr. 1913, Nr. 7.
22. Williams, Stephen, Changes accompannying the Migrat. of the eye and observation the tract. opt. and tect obtic in Pseudopleuronect. americ. Bullet. of the Mus. of Comparat. Zoolog. at Harvard College. Vol. LX, Nr. 1. Cambridge Mass. U. S. A. May 1902.
23. Zigno, Mem., Soc. Ital. delle Scienze Napoli 1884, Vol. 40, 3 ser., Vol. VI Protobalistum Massalango. Vordere Rückenflosse mit 4—6 dicken langen Stacheln. Brustfl. 2 dornige Stacheln.
24. Zittel, Paläontologie I. Abt., Bd. 3, p. 258.

Einige Beobachtungen und Experimente über Anabiose.

Von **Eugen Schultz und Anna Singol.**

(Aus dem zoologischen Institut der Hochschule für Frauen in St. Petersburg.)

Im Moose auf Strohdächern fand ich im Wilnaschen Gouvernement im Sommer 1912 ziemlich zahlreiche *Macrobiotus Hufelandi*, Nemotoden, die nicht näher bestimmt wurden, und Rotatorien der Gattung Philodina. Das Eintrocknen und Wiederaufleben dieser Tiere konnte ich leicht unter dem Mikroskope beobachten. Der Sommer war sehr trocken, das Moos enthielt keine Feuchtigkeit und wurde von der Sonne wochenlang gedörrt. Die Befeuchtung dieses trockenen Mooses rief in wenigen Minuten alle aufgezählten Tiere wieder ins Leben. Besonders das Verhalten der Nematoden beim Wiederaufleben war charakteristisch. Viele Tiere waren beim Eintrocknen ganz flach geworden, wie Streifen gefalteten Papieres. Das Aufquellen begann anfangs nur stellenweise; oft war das eine Ende schon aufgequollen und bewegte sich in pendelartigen Schlägen, während der übrige Teil des Körpers noch in eingetrocknetem, unbeweglichem Zustande verharrte. Wir isolierten diese Tiere, ließen sie wieder eintrocknen und dann wieder von neuem aufleben, und konnten so das Bild der Anabiose vor Augen haben so oft wir wollten.

Das Geheimnisvolle und Wichtige dieser Erscheinung ist so groß, die Schwierigkeit einen Weg zur Lösung der Frage zu finden so bedeutend, dass wir die Experimente und Beobachtungen hier mitteilen wollen, obwohl wir das Fragmentarische derselben einsehen.

Zuerst wurde *Macrobiotus* untersucht. Auf einem Uhrgläschen isolierte Exemplare von *Macrobiotus Hufelandi*, die aus trockenen und wieder aufgeweichtem Moose gewonnen waren, wurden an heißen Julitagen in einem trockenen und sehr warmen Zimmer aufbewahrt. Allmählich verdunstete das Wasser. Als die Tiere nach einiger Zeit untersucht wurden, waren sie alle mit Cysten umgeben, wie das vor einigen Jahren Murray[1]) beschrieben hatte. Diese Cysten wurden aufbewahrt und zum Teil fixiert.

Unsere erste Aufgabe war die incystierten *Macrobiotus* und auch die eingetrockneten Nematoden in Schnittserien zu zerlegen. Leider konnten wir die Konsistenz der Kerne, ob sie eingeschrumpft waren, wie es z. B. Gurwitsch[2]) für die eingetrocknete Pflanzenzelle beschrieben hat, nicht ordentlich erkennen. Einzelne Organe ließen sich aber gut analysieren. Im allgemeinen wiesen alle Teile einen

1) J. Murray, Encystement of Tardigrades. — Trans. R. Soc. Edingburgh. Vol. 45. 1908.

2) Gurwitsch, Vorlesungen über Histologie. 1913.

ganz normalen Bau auf. Die Eier von *Macrobiotus* waren im Ruhestadium. Der Bau des Tieres machte den Eindruck, als ob es mitten aus dem Leben herausgerissen worden war und jede Minute das Leben weiter fortsetzen konnte. Irgendwelche Veränderungen an den Organen ließen sich nicht wahrnehmen: die Struktur des Darmes, der Cerebralganglien etc. sah normal aus. *Macrobiotus* lag in der Cyste zusammengeschrumpft. Die Cyste selbst war oval und glatt.

Die Zellen waren wahrscheinlich nachträglich durch Behandlung mit Essigsäure (Fixierung durch Sublimat-Eisessig) gequollen. Infolge dessen versuchten wir eingetrocknete *Macrobiotus* und Nematoden mit absolutem Alkohole zu fixieren und mit in absolutem Alkohole gelöstem Safranin zu färben, um Wasser ganz auszuschließen und postmortale Quellungen zu vermeiden. Die Präparate wurden durch Xylol in Paraffin eingebettet und geschnitten. Auf solchen Präparaten ließ sich infolge der Kleinheit der Zellen in denselben nichts Genaueres beobachten. Ich verweile bei diesen Versuchen, weil bisher noch nie Tiere im Zustande der Eintrocknung in Schnittserien zerlegt worden waren und wir begreiflicherweise große Hoffnungen an diese Methode knüpften.

Sehr wichtig wäre es zu untersuchen, ob die Flüssigkeit in der Leibeshöhle auch verdunstet, nach dem platten und eingeschrumpften Zustande der Nematoden und Tardigraden zu urteilen scheint das wirklich stattzufinden.

Sowohl für *Macrobiotus*, als auch für Nematoden und Philodina können wir aufs unzweideutigste nachweisen, dass nicht nur das Ei am Leben bleibt, wie es Zacharias[3]), Faggioli[4]) und Frédéricq[5]) glauben, sondern die ganzen Tiere, da wir sie im lebenden Zustande isolierten und auf dem Objektträger ganz ohne Beimischung von Schlamm oder Sand eintrockenen ließen, wonach sie nach neuer Befeuchtung wieder auflebten. Das Eintrocknen und Wiederaufleben lässt sich öfters wiederholen.

Es entsteht die Frage, ob alle Lebensprozesse wirklich absolut aufhören. Wir wissen, dass ohne Wasser die Lebensprozesse aufhören müssen. Wie schnell sie fallen beweisen die Experimente von Kalkwitz, der den Zusammenhang zwischen Atmung und Wassergehalt untersuchte. Bei 19—20 % Wassergehalt war die Ausscheidung von Co_2 — 3,59, bei 10—12 % Wasser nur 0,35. Es ist andererseits nicht zu zweifeln, dass bei der größten Sommer-

3) Zacharias, O., Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Eintrocknung wieder aufleben oder nicht? Biolog. Centralbl. Bd. VI. 1886.

4) Faggioli, F., De la prétendu reviviscence des Rotifères. Arch. Ital. de Biol. 1891.

5) Frédéricq, L., La lutte pour l'exstence chez les animaux marins. Paris. 1899.

hitze nicht alles Wasser aus dem Körper entfernt wird. Die Kommission der Société de Biologie, die 1860 die Frage untersuchte, kam zu dem folgenden Resultate: „Des animaux aménés au degré de dessication le plus complet qu'on puisse réaliser dans l'état actuel de la science peuvent conserver encore la propriété de se réanimer au contact de l'eau." Dayère[6]) hielt Tardigraden in luftleerem Raume 28 Tage lang und einige Zeit bei einer Temperatur von 140° C. und sie lebten danach doch wieder auf.

Dennoch können wir auf die Frage, ob alle Lebensprozesse wirklich absolut stille stehen, oder nur bis zum äußersten verlangsamt sind, wohl kaum einwandsfrei antworten. Bekanntlich können Samen jahrelang auf gewissen Entwickelungsstadien stehen bleiben, das gleiche habe ich an den Eiern von *Artemia* beobachten können, welche in einem Probiergläschen jahrelang trocken aufbewahrt worden und nach Aussaat auf Salzwasser aufquollen und sich weiter entwickelten. Am genauesten in dieser Richtung waren wohl die Experimente von Kochs[7]), welche bei in luftleerem Raume aufbewahrtem Samen auch nach Monaten durch spektroskopische Untersuchung keine Spur einer Linie, die auf Stickstoff oder Kohlenstoff hätte bezogen werden können, fand. Danach zu urteilen ist die Entwickelung solcher Stadien nicht verlangsamt, sondern steht absolut still. Das gleiche scheint bei Rotatorien, Nematoden und Tardigraden stattzufinden: Eier der Tardigraden reifen im Körper nicht weiter. Ob auch bei physiologischen Prozessen solch ein Stillstand eintritt, lässt sich nicht so einwandsfrei nachweisen. Die Ernährung und die Vermehrung steht jedenfalls stille. Dasselbe kann auch mit der Atmung geschehen.

Wir versetzten isolierte Tardigraden, Nematoden und Rotatorien zwei Wochen lang in reinen Wasserstoff, wonach die Tiere nicht abstarben, sondern leicht wieder auflebten. Dieser Umstand beweist in den Grenzen, in welchen der Sauerstoffmangel absolut gemacht werden kann, den Stillstand der Lebensprozesse.

Gegen den vollständigen Stillstand des Lebens wurde der Umstand angeführt, dass das Wiederaufleben längere und längere Zeit beansprucht, je länger die Letargie dauerte. Wenn nach einigen Wochen der Lethargie 10 Minuten genügen, Tardigraden, Nematoden und Rotatorien wieder aufleben zu lassen, erforderte nach 6 Monaten das Wiederaufleben fast eine halbe Stunde, und nach einem Jahre eine Stunde, wobei der Prozentsatz der wiederauflebenden Tiere sehr fällt[8]).

6) Dayère, M., Memoire sur les Tardigrades. Ann. Sc. Nat. (2 sér.) Vol. 18. 1892.

7) Kochs, Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.

8) Wir führen hier einige Zahlen aus den Protokollen an: Das Wiederaufleben dauerte nach 3 Monaten — 10 Minuten, nach $8^1/_2$ Monaten lebten die Tardi-

Es versteht sich von selbst, dass nicht alle Individuen einer Art zu gleicher Zeit erwachen, aber in gewissen Grenzen ist die Zeit doch ungemein konstant für jeden einzelnen Fall.

Wir kommen jetzt zur Beschreibung von Resultaten, die uns noch ganz unverständlich sind, welche aber, da die Experimente öfters wiederholt wurden, außerhalb jeden Zweifels zu sein scheinen. Nach acht Monaten latenten Lebens wurden Tardigraden, Philodina und Nematoden in sauerstoffreie Atmosphäre gebracht, d. h. in eine Atmosphäre, wo der Sauerstoff stets durch Wasserstoff verdrängt wurde, der unaufhörlich aus dem Gasentwickelungsapparat neu gebildet und gereinigt durch den Behälter, in welchem das Moos und auch isolierte Tiere lagen, strömte. Nach einer Woche Aufenthaltes in dem sauerstoffreien Medium lebten die Tiere schon nach 20—25 Minuten auf, während die Kontrolltiere, vom selben Moosstücke genommen, die aber nicht zuvor in sauerstoffreiem Medium gewesen waren, erst nach 40—42 Minuten zum Leben erwachten. Ein zweiwöchentlicher Aufenthalt in sauerstoffreiem Medium ergibt ein noch schnelleres Aufleben und zwar in 15 Minuten.

Der Gedanke liegt nahe, dass die Luft im Behälter, durch welchen der Wasserstoff ging, vielleicht sehr feucht war. Das Hygrometer zeigte fast gesättigte Atmosphäre. Äußerlich aber zeigten die Tiere keine Quellung.

Der Gedanke, dass die Quellung schon im Apparate begonnen hatte, muss auch aus einem anderen Grunde beiseite gelassen werden.

Stark angefeuchtetes, nasses Moos wurde in denselben Behälter in sauerstoffreie Atmosphäre gebracht. Uns interessierte die Frage, ob die Tardigraden, Ratatorien und Nematoden auch ohne Sauerstoff aufquellen werden. Die Tiere wurden 11 Uhr 40 Min. in das Gefäß mit etwas Wasser zusammen mit dem Moose gelegt, um 6 Uhr 55 Min. war noch keine Aufquellung zu bemerken. Um 8 Uhr 37 Min. wurde dieselbe Probe in normale Verhältnisse gebracht. Die Tardigraden schwollen stark an, die Nematoden lebten gut auf, Ratatorien waren in der betreffenden Probe zufälligerweise nicht vorhanden.

Diese Resultate sind mit denen identisch, die Gurwitsch[9]) und Polowzowa für Erbsensamen erhalten hatte, auch diese quollen in sauerstoffreier Atmosphäre nicht auf. Der Quellungsprozess scheint also nicht ganz so einfach und rein physikalisch zu verlaufen, wie es gewöhnlich angenommen wird, sondern mit chemisch-vitalen Prozessen verbunden zu sein. Vielleicht ist die Definition dieser Prozesse als Quellungen überhaupt falsch, und

---

graden und Ratatorien in 40—42 Minuten auf, die Nematoden in 50 Minuten. Nach 1 Jahre dauerte das Wiederaufleben $1^1/_2$ Stunden.

9) l. c.

wir haben es nur mit Wasseraufnahme als Folge beginnender Assimilation zu tun.

Das raschere Erwachen aus dem latenten Zustande nach vorherigem Aufenthalte in sauerstoffreiem Medium hat also andere Ursachen als die Feuchtigkeit im Behälter. Um diese Ursachen zu entdecken, wäre es vielleicht das Einfachste zu sehen, was mit einer einzelnen Zelle wird, wenn ihr der Sauerstoff entzogen wird. Loeb[10]) bewies, dass die Zellwände der Furchungszellen sich, wenn ihnen Sauerstoff entzogen wird, verflüssigen; nach neuem Zutritt des Sauerstoffs bilden sich die Zellwände neu. Budgett bewies dasselbe für Infusorien[11]). Eine vorhergehende Verflüssigung der Zellwände mit neuem Zutritt von Sauerstoff ruft deswegen vielleicht eine schnellere Quellung hervor. Wir wissen, dass die Zellhäute Gele von sehr geringer Quellbarkeit sind, während der Zellinhalt eine hohe Quellbarkeit besitzt.

In gleichzeitig eingetrocknetem und wieder angefeuchtetem Moose sind die Rotatorien die ersten, die erwachen, ein wenig später (anfänglich auf 1—2 Minuten) die Tardigraden, viel später die Nematoden. Nach $8^1/_2$ Monaten wird der Unterschied größer. Rotatorien und Tardigraden erwachen nach 40—42 Minuten, Nematoden nach 50 Minuten. Natürlich erwachen nicht alle Individuen mit einmal, aber doch sieht man im allgemeinen ein ziemliches Festhalten der Durchschnittsziffer.

Nach dem Erwachen sind am resistentesten die Nematoden, aber auch Tardigraden wurden bis 5 Wochen am Leben gehalten.

—

Wir teilen diese fragmentarischen Beobachtungen hier mit, denn leider müssen wir uns mit kleinen Erfolgen oft begnügen, wo wir an die größten Rätselfragen der Natur herantreten; und gerade über Anabiose ist sehr wenig experimentiert worden.

Wenn wir den immer wieder gebrauchten Vergleich mit einer Maschine wählen, so haben wir einen Stillstand der Maschine, diese kann aber doch jede Minute wieder in Gang gesetzt werden, sobald sie geheizt wird und Wasser in den Kessel gegossen ist. Diese Maschine setzt die Arbeit nicht fort, sie wird nicht abgebraucht, dennoch aber ist das Wiederingangsetzen schwerer und schwerer, je längere Zeit sie stillstand. So glaube ich auch, dass an der lebendigen Maschine die zunehmende Schwierigkeit der Ingangsetzung nicht durch die unbemerkt fortlaufenden Lebensprozesse, sondern durch hinzutretende störende Veränderungen zu erklären ist.

Es ist sehr eigenartig, dass dennoch die Fähigkeit der Anabiose so selten ist und überhaupt in verschiedenen Gruppen ganz selb-

10) Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Arch. f. ges. Phys. (Pflüger) Bd. 62. 1896.

11) Siehe bei Loeb l. c.

ständig auftritt. Ist es die Hülle allein, die hier alles zu bedeuten hat? Die Wasserformen der Tardigraden, so z. B. *Macrobiotus macronyx* sind beim Eintrocknen rettungslos verloren. Sie bilden aber auch keine Cysten. *Macrobiotus Hufelandi* bildet Cysten, aber nicht immer. Die Individuen, welche keine Cyste gebildet haben, gehen gewöhnlich schnell zugrunde.

Und dennoch glaube ich nicht, dass die Cyste hierbei das Tier vor endgültigem Eintrocknen schützt, denn Tardigraden und Nematoden beweisen durch ihre glatte, eingeschrumpfte Körpergestalt — und auch auf Schnitten ist es zu sehen — dass sie ganz eingetrocknet sind. Ich glaube dagegen, dass die Cyste die Tiere vor zu schnellem Eintrocknen schützt und dass darin ihre Hauptbedeutung liegt, was sich freilich nicht beweisen lässt.

R. Kolkwitz. Pflanzenphysiologie, Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen, einschliefslich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde.

258 Seiten mit 12 Tafeln und 116 Textabbildungen. Jena 1914. G. Fischer.

Das Buch ist aus Übungen hervorgegangen, die zur Fortbildung von Oberlehrern dienten und im Winter stattfanden. Hierdurch, sowie durch das Forschungsgebiet des Verf. als Hydrobiologen ist der Inhalt beeinflusst, der in dieser Form und Einteilung für andere Zwecke schwer verwendbar erscheint. Doch sind in dem Buche eine Menge nützlicher Beobachtungen und Winke enthalten.

Etwa 60 Seiten enthalten die Physiologie der Phanerogamen, die in Form von Versuchen, Beobachtungen und ökologischen Bemerkungen dargestellt wird. Ungefähr 170 Seiten sind den Kryptogamen gewidmet, wobei Pflanzen- und Tierlisten mit kurz charakterisierenden ökologischen Andeutungen einen großen Raum einnehmen. Die praktische Anleitung zu Versuchen tritt hier stark zurück. Bakteriologisch arbeiten könnte man z. B. nach dem Buche nicht. Eher wird es Anregungen für Kryptogamenexkursionen geben können.

Ernst G. Pringsheim.

N. Swart. Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern.

117 Seiten mit 5 Tafeln. Jena 1914. G. Fischer.

Die Anregung zu der vorliegenden Untersuchung dürfte Stahl's Entdeckung gegeben haben, dass Laubblätter die normale Herbstfärbung nicht annehmen, wenn kurz vor dem Vergilben die Leitungsbahnen, die den Verkehr mit den Tragspross vermitteln, durchgetrennt werden. Hieraus war zu schließen, dass durch jene irgend-

welche Stoffe abgeleitet werden, und zwar offenbar Spaltprodukte des *Chlorophylls*. Es ergab sich nun die Notwendigkeit, die Stoffableitung aus vergilbenden Blättern von neuem zu untersuchen, da den älteren Angaben über die Auswanderung hauptsächlich von Kali und Phosphorsäure durch die Kritik Wießner's der Boden entzogen war. Man hatte nämlich früher die Ergebnisse der Analysen immer in ihrem Verhältnis zum Aschen- oder Trockengewicht gewertet ohne zu bedenken, dass der Prozentgehalt eines Stoffes, auch wenn seine absolute Menge dieselbe bleibt, durch Änderung in der Menge der anderen Stoffe verschoben werden kann.

Nach eingehender Besprechung der brauchbarsten Ergebnisse älterer Arbeiten kommt der Verf. zu seinen eigenen Versuchen, die in der Weise angestellt wurden, dass aus Blättern, die kurz vor und solchen, die kurz nach dem Vergilben geerntet wurden, durch Ausstanzen gleiche Flächenmenge gewonnen und verglichen wurden. Es ergab sich eine Auswanderung von Stickstoff, Phosphorsäure und Kali, so dass also die alte Auffassung Recht behält.

An diese experimentellen Ergebnisse werden dann Betrachtungen über die Verfärbung des Laubes und über die Ursachen des Laubfalles angeknüpft. **Ernst G. Pringsheim.**

G. Lindau, Kryptogamenflora für Anfänger.

Berlin, Verlag von Julius Springer.

Bd. I. Die höheren Pilze, 1911, 232 S., 607 Textabb., 6,60 Mk., geb. 7,40 Mk.
Bd. II. Die mikroskop. Pilze, 1912, 276 S., 558 Textabb., 8 Mk., geb. 8,80 Mk.
Bd. III. Die Flechten, 1913, 250 S., 306 Textabb., 8 Mk., geb. 8,80 Mk.
Bd. IV,1. Die Algen, 1. Abteil., 1914, 218 S., 489 Textabb., 7 Mk., geb. 7,80 Mk.
Bd. V. Die Laubmoose, bearb. von W. Lorch, 1913, 250 S., 265 Textabb., 7 Mk., geb. 7,80 Mk.
Bd. VI. Die Torf- und Lebermoose, bearb. von W. Lorch, 184 S., 296 Textabb. Die Farnpflanzen, bearb. von G. Brause, 108 S., 73 Textabb., 1914, 8,40 Mk., geb. 9,20 Mk.

Die Lindau'sche Flora soll deshalb an dieser Stelle empfohlen werden, weil sie sich nicht nur für angehende Floristen, sondern auch für alle diejenigen eignet, die Kryptogamen bestimmen müssen, ohne spezielle Fachleute zu sein, ein Fall, der bei dem wachsenden Interesse an ökologischen und speziellen zytologischen sowie physiologischen Forschungen häufig eintreten wird. Ein solches Bändchen lässt sich bequem in der Tasche mitführen und erleichtert das Sammeln und Bestimmen wesentlich.

In jedem Bande ist ein allgemeiner Teil, der die Art des Sammelns und Präparierens sowie die Grundzüge der Systematik mit den nötigsten Fachausdrücken enthält, vorangestellt. Die Bestimmungstabellen sind nach Möglichkeit so eingerichtet, dass die auffallendsten Merkmale hervortreten, doch sollte dabei die Wissenschaftlichkeit nicht leiden. Es scheint, dass dieses Ziel gut erreicht ist. Von derartigen, an sich nicht systematischen Merkmalen sind Farbe, Geruch, Jahreszeit und besonders die Standorte überall an-

geführt, wo sie zur Charakteristik beitragen. Auch die feineren, nur mikroskopisch sichtbaren Einzelheiten müssen allerdings zur Bestimmung herangezogen werden. Die Abbildungen sind zahlreich und gut. Doch wird man, besonders bei den Pilzen, farbige Tafelwerke unter Umständen vergleichen müssen. **E. G. Pringsheim.**

V. Grafe, Ernährungsphysiologisches Praktikum höherer Pflanzen.

Berlin 1914, Paul Parey. 494 S. mit 186 Textabb., Preis geb. 17 Mk.

Das Grafe'sche Buch füllt insofern eine Lücke aus, als in den allgemeinen Anleitungen zu pflanzenphysiologischen Übungen der chemische Teil stark zurücktreten muss und auch in dem großen Abderhalden'schen Handbuche nur da und dort von höheren Pflanzen die Rede ist. Ein eigentliches Praktikum, wie es der Titel verspricht, ist das Buch allerdings nicht. Vielmehr zählt es die Methoden nach einem teils physiologischen, teils chemischen Plane auf und verhält sich vielfach selbst rein referierend.

Der Inhalt ist folgendermaßen gegliedert: 1. Anzucht von Keimlingen, 2. Die Keimpflanze, 3. Aschenanalyse, 4. Einwirkungen auf das Wachstum der Pflanze, 5. Kohlensäureassimilation, 6. Fette, Öle, Wachse, 7. Stickstoffassimilation, 8. Phosphatide, 9. Enzyme, 10. Gerbstoffe, 11. Glukoside, 12. Nachweis der wichtigsten organischen Säuren, Alkohole und Aldehyde, 13. Alkaloide, 14. Kautschuk, 15. Gesamtanalyse. 16. Das Sterilisieren höherer lebender Pflanzen, 17. Bestimmung der Oberflächenspannung, der Permeabilität und des osmotischen Druckes durch Plasmolyse, 18. Anwendung von Adsorption und Kapillarität zur biochemischen Analyse, 19. Die Vorgänge bei der Atmung, 20. Treiben und Wachstumsförderung, 21. Wachstumsmessung, 22. Messung der Gas- und Wasserbewegung, 23. Beobachtung des Transpirationsstromes, 24. Das Bluten, 25. Der osmotische Druck pflanzlicher Flüssigkeiten, 26. Reaktion von Säften gegen Indikatoren, 27. Anhang: Die Herstellung von Normallösungen.

Wie man sieht, ist der reiche Inhalt recht willkürlich angeordnet. Erst zwei Kapitel über Keimpflanzen, dann Aschenanalyse, dann wieder Keimpflanzen. Hierauf Kohlensäureassimilation, dann die wichtigsten Pflanzenstoffe u. s. f. Die Einwirkungen auf das Wachstum der Pflanze vorn, die Wachstumsmessung hinten. Die Assimilation der Kohlensäure im 5., die Atmung im 19., die Messung der Gasbewegung im 22. Kapitel. Die Bestimmung des osmotischen Druckes durch Plasmolyse im 17., die anderen Methoden im 25. Kapitel. Es mag freilich schwer sein, eine logisch erdachte Einteilung wirklich durchzuführen.

Bei der Bearbeitung im einzelnen sind überall die neuesten Methoden berücksichtigt und an der Hand von Abbildungen ausführlich geschildert. Man spürt die eigenen Erfahrungen des Verf., wenn auch an anderen Orten die Originalanleitungen der Autoren

fast wörtlich angeführt werden. Das Buch wird im Laboratoriumsunterricht, aus dem es auch hervorgegangen ist, sehr nützlich werden. **E. G. Pringsheim.**

K. Escherich, Die Forstinsekten Mitteleuropas.

Ein Lehr- und Handbuch. Berlin 1914, Paul Parey, 1. Bd., 433 S.

Das Werk, dessen erster Band vorliegt, ist eine Neuauflage des alten, weit über den Kreis der Forstentomologen hinaus bekannten „Lehrbuchs der Mitteleuropäischen Forstinsektenkunde" von Judeich und Nitsche aus dem Jahre 1895.

Seit dieser Zeit ist an der Entomologie und gerade in der angewandten Entomologie rastlos gearbeitet worden, und die Gesichtspunkte moderner Forschung überhaupt haben sich enorm erweitert. Eine Neuausgabe des alten, trefflich bewährten Werkes war daher starkes Bedürfnis geworden. Um sie zu schaffen bedurfte es eines Autors, der nicht nur die gewaltige neuere Literatur der Forstentomologie und Entomologie überhaupt beherrscht, sondern der gleichzeitig auch den verschiedensten Zweigen der Zoologie gerecht zu werden vermag. Denn in der Forstentomologie wie in jeder angewandten Wissenschaft ist zu gedeihlichem Erfolg, zur Erweiterung der allgemeinen Kenntnisse eine möglichst gründliche Einführung des einzelnen in die Geschehensvorgänge bis an ihre Wurzeln unbedingt erforderlich. So ist beispielsweise zur Bekämpfung irgendeines Schädlings nicht nur nötig zu wissen, wer er ist, was er zerstört und wo er wohnt; sondern man muss die Art und Weise seiner Entwickelung, den Gebrauch seiner Organe, den Einfluss der verschiedenen Umgebungsfaktoren auf ihn in den verschiedenen Epochen seines Lebenslaufes, seine Feinde und die Art ihrer Wirkungsweise u. s. w. genau kennen, kurz der Forstentomologe benötigt einer gründlichen und umfangreichen zoologischen Vorbildung. Neben der speziellen Seite ist es also auch die Aufgabe eines Lehr- und Handbuches, wie des vorliegenden, einen guten und gründlichen allgemeinen Teil zu geben, und diese Aufgabe hat Escherich in dem vorliegenden ersten Bande glänzend gelöst.

Es liegt auf der Hand, dass heute solch allgemeiner Teil sehr viel umfangreicher sein muss als vor ca. 30 Jahren. In der Tat ist der vorliegende Band doppelt so stark als der entsprechende Teil Judeich-Nitsche's, und während deren Werk 2 Bände umfasst, sieht Escherich 4 Bände vor. In dem Gang des Buches hält sich Escherich trotz seiner völligen Umarbeitung des Inhaltes im wesentlichen an die Disposition der einzelnen Kapitel Nitsche's. Die ersten 4 Kapitel sind in ausführlicher Darstellung der Morphologie, Anatomie und Physiologie der Insekten gewidmet; die nächsten 3 Kapitel handeln von der wirtschaftlichen Bedeutung der Insekten, ihrer natürlichen Beschränkung und ihrer Bekämpfung. Das achte Kapitel bringt eine Übersicht über das System (in 9 Ordnungsgruppen) und Anleitung zum Sammeln. Den einzelnen Kapiteln ist ein Literaturverzeichnis beigefügt.

Herbert Constantin Müller, Königsberg i. Pr.

C. Fruhwirth, Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung.

Bd. I, Allgemeine Züchtungslehre der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 4. Auflage, Berlin 1914, bei Paul Parey. XXIII + 442 Seiten, 86 Textabbildungen und 8 Tafeln.

Die erste Hälfte des Bandes bringt unter dem Titel „Theoretische Grundlagen der Züchtung" einen Abriss der allgemeinen Vererbungslehre, der aber den Vergleich mit den bekannten anderen Werken über denselben Gegenstand nicht gut aushält. Das zentrale Problem ist doch die Erscheinung der Variabilität, und vor der Behandlung des Variierens den Begriff der Vererbung erörtern heisst sich die Aufgabe wesentlich erschweren. Wenn dabei vollends als „der Vorgang bei der Vererbung" das hypothetische Verhalten der Chromosomen bei der Keimzellbildung und seine noch hypothetischere Bedeutung geschildert wird, so verlangt der Autor damit von einem Leser, der noch nichts von Mendelspaltung gehört hat, viel gläubige Geduld.

Irreführend ist die Wiedergabe des Galton'schen Schrotkugelapparates zur Demonstration des Gauß'schen Fehlergesetzes (Fig. 16, S. 128). Der Zeichner hat hier statt der gleich großen, aber von der Mediane verschieden weit abspringenden Kugeln eine Art Bohnenharfe eingezeichnet. Hübsch sind die teilweise farbigen Tafeln, die einige Fälle von Bastardspaltung im Schema darstellen.

Die zweite Hälfte stellt die praktische Durchführung der Züchtung, ihre Ziele und Wege dar. Unter dem Titel „Veredlungszüchtung" werden die Technik und auch (erst hier!) die theoretischen Grundlagen der Auslesever fahren auf dem Boden der Johannsen'schen Entdeckungen behandelt, auch das Notwendigste über die variationsstatistischen Methoden zur exakten Auswertung des Zahlenmaterials wird hier mitgeteilt Der Abschnitt „Neuzüchtung" gibt Anleitung zur Auslese spontan auftretender Abänderungen und bringt eine ausführliche praktische Bastardierungslehre. Endlich werden vegetative Vermehrung und Pfropfung in ihrer Bedeutung für die Züchtung gewürdigt. Das nächste Kapitel beschäftigt sich mit den allgemeinen Hilfsmitteln der Praxis (Züchtergarten, Geräten, Maschinen u. s. w.) und mit den verschiedenen Formen des Züchtungsbetriebes (Einzelbetrieb, Zuchtanstalten, Zuchtvereinigungen). Die letzten Seiten geben eine kurze Geschichte der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung.

Das Buch enthält viel Tatsachenmaterial und behandelt auch alle einschlägigen theoretischen Fragen in einer oft sehr objektiven, auf persönliche Stellungnahme verzichtenden Weise. Wer sich das Buch als ersten Führer in die Vererbungslehre ausersieht, wird bei der etwas verschränkten Anordnung des Stoffes wohl verschiedene, eigentlich der Vorbereitung bestimmte Abschnitte erst nach dem Studium der spezielleren Ausführungen mit Gewinn lesen.

O. Renner, München.

Albert Oppel, Leitfaden für das embryologische Praktikum und Grundriss der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.

Mit 323 Abb. im Text in 484 Einzeldarstellungen. 331 S. Jena, Gustav Fischer.

In diesem neuen Leitfaden der Embryologie verwertet Oppel seine langjährigen Erfahrungen als Lehrer auf das glänzendste. Er verbindet mit der notwendigen, eingehenden Berücksichtigung der praktischen Betätigung und Anschauung eine ausführliche und klargefasste kausale Schilderung der Entwickelungsvorgänge und gibt so dem Studierenden oder selbständig Arbeitenden einen vollkommen ausreichenden und anregenden Führer ab.

Gleich die ersten Kapitel des Buches sind der Entwickelungsmechanik gewidmet. Damit ist ein großer Fortschritt gegenüber den bisher vorhandenen Lehrbüchern gegeben. Die Grundzüge der Entwickelungsmechanik gehören heute unbedingt zu einem erfolgreichen Eindringen in die Entwickelungsgeschichte, und sie sind, zumal in so präziser und kurz-übersichtlicher Darstellung wie der Oppel's, im Leitfaden der Embryologie unentbehrlich.

Die folgenden Kapitel des Buches über die Beschaffung des Materials und die Technik des Praktikums sind hervorragend, weil sie in ihrer Ausführlichkeit und Sorgfalt nur dazu beitragen, die Lust zu selbständigem Studium und das Interesse für die Entwickelungslehre zu fördern. Oppel hält sich dabei vornehmlich an seine persönlichen Erfahrungen und den Gang seines Unterrichts, und vielleicht ist es gerade das, was wegen seiner Einfachheit so anregend wirkt.

In drei weiteren Hauptteilen wird dann der eigentliche Zweck des Buches, einen Leitfaden durch das Studium der Embryologie zu geben, erfüllt. Der embryologische Atlas mit den beigefügten klaren Erläuterungen ist in jeder Hinsicht ausgezeichnet. Trotz seiner Ausführlichkeit nimmt den weitaus größten Teil des Buches eine anschauliche kausale Schilderung der Entwickelungsvorgänge bei den Wirbeltieren und beim Menschen ein, die ebenfalls durch vorzügliche Abbildungen illustriert sind.

Alle diese Vorzüge vereinigen sich, um das Buch äußerst wertvoll zu machen und ich glaube nicht in der Annahme zu irren, dass es sehr bald allgemein benutzt werden wird. Es ist in seiner ganzen Anlage in erster Linie für den Mediziner bestimmt und die Erklärung der Verhältnisse beim Menschen naturgemäß in den Vordergrund gerückt. Nichtsdestoweniger ist es aber auch durch ständige Vergleiche mit den Vorgängen bei den Wirbeltieren wohl geeignet, auch dem Zoologen gute Dienste zu leisten.

Herbert Constantin Müller, Königsberg i. Pr.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. September 1914. № 9.

Inhalt: **Hertwig**, Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. — **Naumann**, Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. — **Schröder**, Die rechnenden Pferde. — **Lotsy**, Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie und isogene Einheit. — Chodat, Monographico d'algues en culture pure. — Mitteilung.

Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen.

Von **Richard Hertwig.**

1. Parthenogenesis der Infusorien.

Im Augustheft dieser Zeitschrift berichten Lorande Woodruff und Rhoda Erdmann über ausgedehnte Untersuchungen an *Paramaecium aurelia*, welche die Existenz von Parthenogenesis bei diesem Infusor nachweisen. Dabei erwähnen sie auch meine aus dem Jahre 1889 stammenden Angaben, welche sich auf die gleiche *Paramaecium*-Art beziehen und für dieselbe ebenfalls das Vorkommen von Parthenogenesis feststellen; zugleich wenden sie sich in gleicher Weise, wie ich es im Jahre 1903 (S. 98) getan habe, gegen die Art, in welcher Calkins den Ausdruck „Parthenogenesis“ in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über Depressionszustände bei Protozoen verwandt hat. Calkins war zu dem Resultat gekommen, dass man die Teilungsfähigkeit von Paramaecien, welche infolge langdauernder Kultur zum Stillstand gekommen sei, wieder anfachen könne, wenn man die Tiere veränderten Existenzbedingungen aussetze, wenn man z. B. die bisher in Heu-Infusionen gezüchteten Tiere in eine Lösung von Fleischextrakt übertrage. Calkins deutete die in dieser Weise aufs neue angeregte Teilungsfähigkeit

der Paramaecien als künstliche Parthenogenesis und stellte sie hiermit in gleiche Linie mit der Teilung unbefruchteter Eier, welche durch Behandlung mit geeigneten Reagentien hervorgerufen werden kann. Ich hatte diese Bezeichnungsweise schon früher beanstandet mit der Motivierung, dass man nicht jede Anregung verloren gegangener Teilfähigkeit bei Infusorien als Parthenogenesis bezeichnen könne, dass man von Parthenogenesis nur dann reden könne, wenn Erscheinungen, wie sie im Gefolge von Konjugation auftreten: Untergang des Hauptkerns und Ersatz desselben durch Teilprodukte des Neben- oder Geschlechtskerns, ohne Konjugation eingeleitet würden. Bei den Untersuchungen Woodruff's und Erdmann's sind diese Bedingungen für die Anwendung des Begriffs Parthenogenesis in der Tat erfüllt, insofern in den von ihnen geführten Kulturen eine periodische Erneuerung des Kernapparats herbeigeführt, der alte Hauptkern zerstört und ein neuer Hauptkern vom unbefruchteten Nebenkern aus gebildet wird. Das gleiche war in meinen vor 25 Jahren geführten Kulturen der Fall.

Ich hatte damals in meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien nur ein ganz kurzes Referat über meine Beobachtungen gegeben, weil dieselben nur zufällig bei Gelegenheit von ausgedehnten Kulturen von *Paramaecium aurelia* gemacht worden waren, welche ein ganz anderes Ziel verfolgten. Es handelte sich damals um Parallelkulturen von exkonjugierten Tieren, d. h. von Tieren, welche die Konjugation in normaler Weise beendet hatten, und von Tieren, welche in Kopulation eingetreten, an der Beendigung derselben aber durch frühzeitige künstliche Trennung verhindert worden waren, Kulturen, wie sie in der Neuzeit von gleichem Gesichtspunkt aus und auch mit gleichem Erfolg von Jennings geführt worden sind. Bei den von den Zählkulturen abgezweigten Massenkulturen konnte ich die von mir als Parthenogenesis gedeuteten Erscheinungen feststellen. Ich hoffte damals, die merkwürdigen Vorgänge durch planmäßige Kultur auf's neue erzielen zu können, wurde aber in dieser Hoffnung getäuscht. Ich habe in den verflossenen 25 Jahren nie wieder Gelegenheit gehabt, *P. aurelia* zu beobachten. Ich habe jahrelang *P. caudatum* in Zählkulturen und zwar „exkonjugierte" Tiere und die Einzeltiere gesprengter Kopulae gezüchtet, aber nie wieder Ähnliches beobachtet. Mir ist infolgedessen die Idee gekommen, es möchte das verschiedene Verhalten von *P. aurelia* und *P. caudatum* darauf zurückzuführen sein, dass ersteres Infusor zwei, letzteres nur einen Nebenkern besitzt. Die Unvollständigkeit meiner Beobachtungen ließ nämlich eine zweite Deutung zu, dass eine Selbstbefruchtung, eine „Autogamie", den merkwürdigen Kernveränderungen zugrunde gelegen habe. Eine Selbstbefruchtung würde durch die Anwesenheit zweier Geschlechtskerne erleichtert werden. Bei *P. aurelia* reifen ja beide Geschlechts-

kerne unter Bildung von Richtungskörpern; es wäre denkbar gewesen, dass, während bei normalem Verlauf, d. h. bei Konjugation zweier Tiere der eine Geschlechtskern samt seinen Richtungskörpern zugrunde geht, er in den vorliegenden Fällen sich erhalten und mit dem zweiten ebenfalls gereiften Nebenkerne vereinigt habe. Seit meinen Beobachtungen über die Befruchtung von *Actinosphaerium* sind ja derartige Fälle von Autogamie wiederholt beobachtet worden.

Wenn ich nun auf meine vor 25 Jahren gemachten Beobachtungen zurückgreife, so geschieht es, weil Woodruff und Erdmann in ihrer Arbeit dieselben berücksichtigt und die Vermutung ausgesprochen haben, es möchten meine Beobachtungen auf ähnlichen Befunden basiert sein, wie ihre eigenen; sie hatten hierzu um so mehr Veranlassung, als ich meine Angaben durch keinerlei Abbildungen erläutert hatte. Ich möchte heute früher Versäumtes nachholen und einige meiner damals angefertigten Zeichnungen veröffentlichen, weil sie erkennen lassen, dass doch zwischen den beiderlei Beobachtungen nicht unerhebliche Unterschiede vorliegen. Auch möchte ich einiges über die theoretischen Auffassungen der beiden Autoren äußern, gegen die ich trotz vielerlei Übereinstimmung einige Bedenken habe.

In meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien habe ich bei der Besprechung der Parthenogenese zweierlei Prozesse unterschieden, die Vorgänge der Parthenogenesis selbst und die die Parthenogenesis vorbereitenden Zustände. Ich gehe zunächst auf die ersteren ein, indem ich die einschlägige Stelle meiner früheren Beschreibung noch einmal zum Abdruck bringe: „In einer Kultur, in welcher weder beim Abtöten der zur Untersuchung entnommenen Probe noch vorher noch nachher Copulae beobachtet wurden, war fast die Hälfte der Paramaecien umgewandelt: Tiere mit vergrößerten Nebenkernen, mit Sichelkernen, mit 2, 4 und 8 Spindeln, Tiere, bei denen die Teilung in die Haupt- und Nebenkernanlagen vollzogen war. Den Veränderungen der Nebenkerne waren stets die Veränderungen des Hauptkerns konform.“ Zur Erläuterung des Gesagten stelle ich in Fig. 1 einen Teil meiner vor 25 Jahren angefertigten Zeichnungen zusammen, und zwar solche, welche für die Existenz der Parthenogenesis bei *Paramaecium* nach meiner Ansicht besonders beweisend sind. Dieselben stimmen, wie jeder, der den Verlauf der Konjugation bei Infusorien kennt, sofort erkennen wird, im wesentlichen mit den Bildern überein, welche man bei normalem Verlauf der Konjugation in der Zeit erhält, in welcher die Paarlinge sich noch nicht getrennt haben. In diese Zeit fallen die Reifeteilungen der Nebenkerne. Dieselben unterscheiden sich von den gewöhnlichen Teilungen, wie sie während der Vermehrung der Infusorien beobachtet werden, durch die verwickelten Umbildungen des

Kerns, welche der Entstehung der ersten Reifespindel vorausgehen. Das charakteristischste, bisher nur während der Konjugation beobachtete Stadium aus dieser Periode ist der sichelförmige Kern: der Nebenkern ist bedeutend vergrößert, in die Länge gestreckt, wie ein Sichel gekrümmt, indem er auf einer Seite konvex, auf der anderen Seite konkav ist; er ist ferner ausgesprochen heteropol, indem an dem einen Ende das Chromatin reichlicher angehäuft ist und von hier aus sich auf dem achromatischen Reticulum verbreitet, welches anfängt, die für die Kernspindel charakteristische faserige Anordnung anzunehmen. Beide bei *P. aurelia* vorhandenen Nebenkerne erfahren die gleichen Veränderungen, erreichen dabei aber nicht die bedeutende Größe, welche dem in Einzahl vorhandenen Nebenkern von *P. caudatum* zukommt. Ich gebe ferner eine Abbildung eines *Paramaecium*, bei welchem die vergrößerten Nebenkerne sich in Spindeln umgewandelt haben. Von den Nebenkernspindeln, wie sie auch während der Zweiteilung des Infusors zur Beobachtung kommen, unterscheiden sie sich sofort durch ihre bedeutende Größe und ihre Lage abseits vom Hauptkern. Zwei weitere Abbildungen beziehen sich auf die Zeit der Reifeteilungen

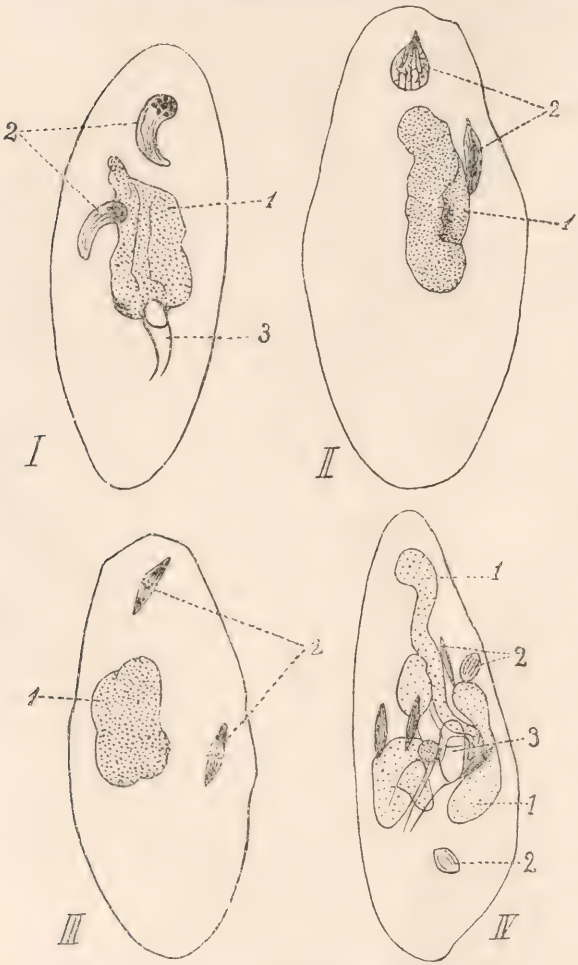


Fig. 1. Parthenogenese von *Paramaecium aurelia*. *I* u. *II* sichelförmige Kerne, *III* erste Reifeteilung, *IV* Endstadium der zweiten Reifeteilung. *1* Hauptkern, *2* Spindeln des Nebenkerns, *3* Cytostom.

selbst. Wir sehen in dem einen Fall 4 Spindeln (I. Reifeteilung), im anderen Fall 7 (II. Reifeteilung), wobei zu bemerken ist, dass die 8. offenbar vermöge ihrer versteckten Lage sich der Beobachtung entzogen hat. Die Spindeln sind etwas anders beschaffen als bei der Konjugation, kleiner, schmaler und gedrungener; nur in der Abbildung der II. Reifeteilung sind 3 Spindeln größer und sehen wie die entsprechenden Richtungsspindeln aus, wie sie bei normaler Konjugation vorkommen. Vielleicht hängt der betreffende Unterschied damit zusammen, dass die gedrungenen Spindeln der II. Reifeteilung sämtlich zu Richtungskörpern werden, während der Nebenkern, welcher bei der Parthenogenesis die größeren Spindeln liefert, erhalten bleibt und die Anlagen für den zukünftigen Haupt- und Nebenkern liefert.

Die Deutung, dass die vier beschriebenen Paramaecien in der Tat verschiedenen Stadien der Reifeteilung entsprechen und somit der Entwickelungsperiode entsprechen, welche dem eigentlichen Akt der Befruchtung bei normaler Konjugation vorausgeht, wird durch die Beschaffenheit des Hauptkerns weiterhin sichergestellt. Im Gegensatz zu *P. caudatum* beginnen die Veränderungen des Hauptkerns bei *P. aurelia* sehr frühzeitig; schon auf dem Stadium der sichelförmigen Nebenkerne nimmt der Hauptkern die Gestalt einer ovalen, über die eine Seite eingekrümmten Platte an, wie es die Fig. 1 *C* und *D* zeigen. Während der Reifeteilungen beginnt das Auswachsen in kolbig angeschwollene Fortsätze. Während der die Konjugationsperiode abschließenden Befruchtungsvorgänge ist der Hauptkern schon in Stücke zerfallen. Die Teilungen des befruchteten Nebenkerns, welche nach Lösung der Konjugation eintreten und schließlich zur Bildung von 4 kleineren und 4 größeren Stücken (4 Nebenkernen und 4 „Placenten", Anlagen des neuen Hauptkerns) führen, finden einen Hauptkern vor, welcher in zahlreiche kleine Stücke zerfallen ist. Eine Verwechslung der von mir abgebildeten Stadien mit Stadien, welche auf den Befruchtungsvorgang folgen, auf denen die Paramaecien unter allen Umständen getrennt ist, ist somit vollkommen ausgeschlossen.

Aber auch ein weiterer Einwand, welcher gegen meine Deutung erhoben werden könnte, ist nicht stichhaltig. Bei der außerordentlichen Übereinstimmung, welche dem Gesagten zufolge zwischen den von mir auf Parthenogenesis bezogenen Bildern und den im Lauf der normalen Konjugation auftretenden Bildern besteht, könnte man daran denken, dass ich es bei meinen Beobachtungen mit zufällig gesprengten Copulae zu tun gehabt hätte. Ich habe schon früher diese Deutung mit aller Bestimmtheit abgelehnt und zwar aus zwei Gründen. Erstens hatte ich die zur Beobachtung verwandten Kulturen täglich zweimal auf Konjugationserscheinungen geprüft und mit Ausnahme einer Kultur, in welcher 4 Copulae auf-

traten, keine Konjugationen in ihnen beobachtet. Da die Dauer der Vereinigung bei *P. aurelia* 18—20 Stunden beträgt, war ein Übersehen einer etwaigen Kopulationsperiode somit ausgeschlossen. Zweitens spricht gegen die Deutung, dass es sehr schwer fällt, in Kopula vereinigte Paarlinge voneinander zu trennen. Ich hatte schon damals reiche Erfahrungen über die künstliche Trennung kopulierter Paramaecien. Inzwischen habe ich meine Versuche über Trennung von Copulae in ausgedehntem Maßstab — beim Mangel von *P. aurelia* meistens freilich an *P. caudatum* — fortgesetzt und kann daher nur aufs neue feststellen, dass Infusorien nur auf sehr frühen Stadien der Vereinigung ohne große Mühe getrennt werden können, auf Stadien, auf denen die Nebenkerne noch keine Veränderungen erfahren haben. Derartige gesprengte Copulae erfahren dann nicht die für die Konjugation charakteristischen Kernveränderungen, sondern beginnen von neuem Nahrung aufzunehmen und sich in gewöhnlicher Weise zu vermehren, wie ich dies schon vor 25 Jahren in meiner Arbeit über Konjugation der Infusorien festgestellt habe und inzwischen Jennings vollkommen bestätigt hat. Schon auf dem Stadium der Sichelkerne und allen späteren Stadien muss man bei der Sprengung von Copulae große Gewalt anwenden. Gewöhnlich geht dabei der eine Paarling zugrunde. Aber auch die Aufzucht unverletzter Paarlinge gelingt nicht, wenn die durch die Konjugation eingeleiteten Kernveränderungen weit vorgeschritten sind. Man kann den Zeitpunkt der künstlichen Trennung bestimmen, wenn man nur den einen Paarling aufzuziehen versucht, den anderen dagegen abtötet und durch genaue Untersuchung desselben das Konjugationsstadium feststellt[1]). Aus den wenigen nach dieser Richtung hin unternommenen Untersuchungen glaube ich schließen zu müssen, dass die Paramaecien zugrunde gehen, wenn die Nebenkerne infolge der Konjugation schon erhebliche Veränderungen erfahren haben. Daraus würde weiter folgen, dass die durch Konjugation hervorgerufenen Reifevorgänge der Nebenkerne nicht geeignet sind, eine parthenogenetische Entwickelung herbeizuführen. Ist die Trennung frühzeitig erfolgt, so kehren die Infusorien zur gewöhnlichen Vermehrung durch Zweiteilung zurück; war sie zu spät, so gehen sie zugrunde. In diesem Verhalten erblicke ich einen weiteren Beweis, dass die von mir beobachteten und als

1) Ich benutzte stets dasselbe Verfahren, über welches ich schon 1889 berichtete und dessen sich auch spätere Autoren bedient haben. Ich verwandte kleine, in eine Spitze ausgezogene Glasröhren, in die ich wenig Kulturwasser mit einer isolierten Kopula rasch einsaugte, aus denen ich sie mit großer Heftigkeit in ein Uhrgläschen oder auf einen Objektträger hinausspritzte. Dass es nicht so leicht gelingt, Copulae zu trennen, geht daraus hervor, dass ich wiederholt Schüler veranlassen wollte, meine Untersuchungen über gesprengte Copulae fortzusetzen, dass die meisten aber die Arbeit aufgaben, weil sie mit der Methode nicht zurecht kamen.

Parthenogenese gedeuteten Kernveränderungen in der Tat nur diese Deutung zulassen und nicht durch Konjugation bedingt sein können.

Die Beobachtungen, welche mich zur Annahme des Vorkommens von Parthenogenesis bei *Paramaecium aurelia* veranlasst haben, weichen ganz erheblich von den Befunden ab, zu welchen Woodruff und Erdmann gelangt sind. Zunächst sind die Veränderungen des Hauptkerns ganz anderer Art. Bei dem von den beiden Autoren untersuchten Material fehlte das charakteristische Auswachsen desselben in verästelte Ausläufer, wie es auch bei normaler Konjugation der Kernzerstückelung vorausgeht. Vielmehr schwand bei demselben der zuvor hyperchromatisch gewordene Kern, indem er sukzessive kleine Chromatinteilchen ausstieß, welche den von mir bei *Actinosphaerium* beschriebenen Chromidien gleichen und wie diese allmählich im Protoplasma zugrunde gehen. Eine Zeitlang erhielt sich noch die entleerte Kernhülle, bis auch sie zugrunde ging. Auch die Veränderungen des Nebenkerns hatten wenig gemeinsam mit den Veränderungen, welche der Nebenkern sowohl bei der normalen Konjugation als auch bei der von mir beobachteten Parthenogenesis erfährt. Vor allem fehlte das so charakteristische Sichelstadium.

Soweit sich aus den bisher vorliegenden kurzen, nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung tragenden Angaben und den begleitenden Abbildungen ersehen lässt, verlaufen die Teilungen der Nebenkerne, abgesehen davon, dass sie sich nicht mit Teilung des Tieres kombinieren, genau in derselben Weise, wie bei den Vermehrungsteilungen der Paramaecien. Dadurch, dass diese Nebenkernteilungen sich ohne Teilung des Tieres zweimal wiederholen, kommt es immerhin zu ähnlichen Zuständen wie bei den normalen Reifeteilungen von *Paramaecium aurelia*, zur Bildung von 8 Nebenkernen, die in zwei Gruppen gesondert sind. Der Umstand, dass in jeder Gruppe 1 Nebenkern größer ist wie die anderen, kann so gedeutet werden, dass die kleineren als Richtungskörper zugrunde gehen. Damit würde auch übereinstimmen, dass später Tiere mit nur 2 oder sogar nur einem Nebenkern auftreten[2]). Im weiteren Verlauf teilt sich der in Einzahl vorhandene Kern zweimal und liefert vier Teilprodukte, von denen zwei die Beschaffenheit von Nebenkernen beibehalten, die zwei anderen dagegen heranwachsen und das charakteristische Aussehen der Anlagen von Hauptkernen

2) Da das Verhältnis, in welchem diese ein- und zweikernigen Zustände zueinander stehen, nicht vollkommen aufgeklärt ist, ist die Möglichkeit gegeben, dass der einfache Kern durch Verschmelzung von zwei Kernen sich bildet. Dann würde nicht Parthenogenese, sondern Autogamie vorliegen. Diese auch bei meinen Beobachtungen nicht auszuschließende Möglichkeit hat auch Woodruff in Erwägung gezogen.

annehmen, welche die früheren Infusorienforscher Placenten genannt haben.

Ich hebe zum Schluss noch einen sehr wichtigen Unterschied hervor, welcher zwischen den von Woodruff und Erdmann beschriebenen Vorgängen einerseits und den Vorgängen bei Konjugation und Parthenogenese, wie ich sie geschildert habe, andererseits besteht und sich auf die zeitliche Aufeinanderfolge bezieht, welche zwischen den Veränderungen des Haupt- und Nebenkerns besteht. Bei Konjugation und Parthenogenese beginnen die Veränderungen der Infusorien mit dem Nebenkern: der Hauptkern folgt allmählich nach; nach Woodruff und Erdmann ist die Aufeinanderfolge der Stadien genau die umgekehrte; erst geht der Hauptkern zugrunde und dann erst beginnen die Teilungen des Nebenkerns. Es macht fast den Eindruck, als wären die Teilungen der Nebenkerne durch die Rückbildung des Hauptkerns hervorgerufen.

Beim Vergleich ihrer Beobachtungen mit den meinigen legen Woodruff und Erdmann weniger Wert auf die von mir hier genauer besprochenen und durch Abbildungen erläuterten Vorgänge, gegen deren parthenogenetische Natur nur der Einwand erhoben werden kann, dass Autogamie nicht ausgeschlossen ist, als auf die Vorgänge, von denen ich seinerzeit angenommen hatte, dass sie nicht selbst die parthenogenetische Entwickelung ausmachen, sondern dieselbe nur vorbereiten, weil sie den parthenogenetischen Veränderungen vorausgehen. Ich zitiere die für uns in Betracht kommende Stelle etwas ausführlicher, als es von Woodruff und Erdmann geschehen ist. „Die zuerst eintretenden Veränderungen besitzen kein Analogon in der normalen Entwickelung. Wahrscheinlich zerfällt der Hauptkern erst in größere, dann in kleinere Stücke ohne das regelmäßige Auswachsen in Fortsätze, welches im Lauf der geschlechtlichen Entwickelung der Paramaecien eintritt. Ich fand bald 2, bald 4 Nebenkerne entweder in Form der ruhenden Kerne oder häufiger in Form von Spindeln, wie ich sie ebenfalls sonst nicht beobachtet habe. Gleichzeitig stieß ich auf Tiere in unvollkommener Teilung. Eines derselben war schon tief eingeschnürt, hatte aber noch 2 zusammenhängende Cytostome; die eine Hälfte des Teilstadiums enthielt allein den unveränderten Hauptkern und 4 Nebenkernspindeln, die andere Hälfte war rein protoplasmatisch. Ich vermute daher, dass Störungen im Teilungsmechanismus nicht nur derartige monströse Formen, sondern auch jene Tiere mit eigentümlich abgeändertem Kernapparat erzeugen."

Ich gebe zur Erläuterung des Gesagten ebenfalls einige Kopien meiner unveröffentlicht gebliebenen Zeichnungen (Fig. 2), welche namentlich den merkwürdigen Charakter der Nebenkernspindeln veranschaulichen sollen. In der ersten der drei Figuren erinnern die

4 Nebenkerne durch ihren heteropolen Charakter einigermaßen an die bei der Konjugation auftretenden Sichelkerne. Immerhin sind sie nicht unerheblich verschieden; sie sind nicht gebogen, nach dem einen Ende zugespitzt, nach dem anderen etwas verbreitert. Am spitzen Ende ist das Chromatin verdichtet und strahlt von hier aus gegen das abgerundete Ende aus. Bei der Betrachtung von einem Polende macht die Chromatinanhäufung den Eindruck eines chromatischen Nukleolus (Karyosoms) inmitten eines Kernbläschens. Die 4 Spindeln der zweiten Figur machen denselben kompakten Eindruck, den ich von den Reifeteilungen bei Parthenogenesis schon besprochen habe. Eine meiner Abbildungen zeigt sie eingeschlossen in ein Bläschen, welches die axiale Spindel so gleich-

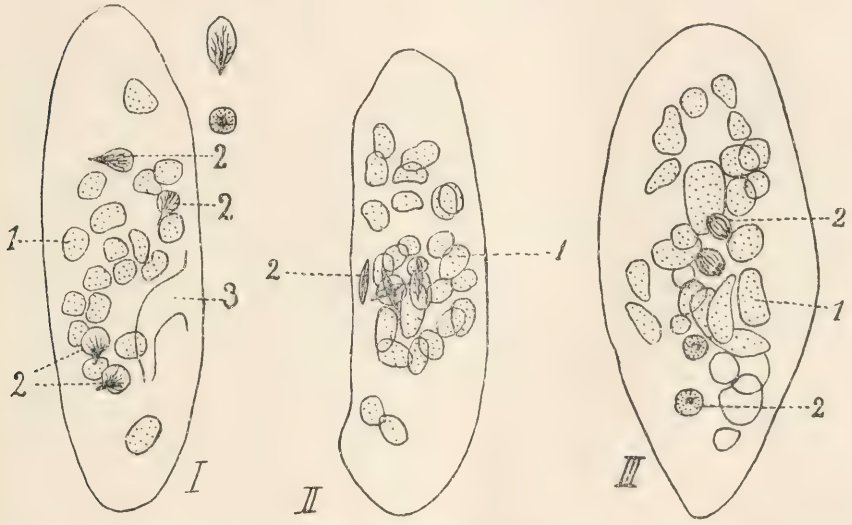


Fig. 2. Depressionserscheinungen von *Paramaecium aurelia*. Zerfall des Hauptkerns *(1)*, Teilungen des Nebenkerns *(2)*, *3* Cytostom.

mäßig umgibt, dass bei der Ansicht von einem Spindelpol aus abermals das Bild eines Kernbläschens mit zentralem Karyosom entsteht. Vorgerücktere Teilungsstadien derartiger in ein Bläschen eingeschlossener Nebenkernspindel sind in der dritten Figur abgebildet. Auch hier ergibt die Polansicht der Spindel das für die beiden vorangegangenen Stadien beschriebene Bild. Bei seitlicher Ansicht dagegen sieht man das Chromatin auf zwei bis zu den Spindelpolen vorgerückte Seitenplatten verteilt. Der Spindelkörper ist tonnenförmig, auffallend kurz und gedrungen, wie ich ihn weder bei Konjugation noch bei der gewöhnlichen Teilung der Paramaecien beobachtet habe. Wie wir sehen, handelt es sich hier um Figuren ganz eigener Art, die auf andere aus dem Infusorienleben uns bekannte Erscheinungen nicht bezogen werden können.

Erdmann und Woodruff nehmen an, dass die von mir früher beschriebenen und jetzt an einer Anzahl Bilder erläuterten Entwickelungsstadien sich auf die gleichen Zustände beziehen, welche sie selbst als Parthenogenese beschrieben haben. Die Möglichkeit, dass sie mit ihrer Deutung recht haben, ist gegeben. Man müsste freilich dann annehmen, dass die parthenogenetischen Vorgänge unter sehr verschiedenartigen Bildern auftreten können. Die Form der Parthenogenese, wie sie in den zuletzt von mir besprochenen Bildern zum Ausdruck käme, würde dann die Mitte halten zwischen der typischen Parthenogenese, wie ich sie in dieser Arbeit an erster Stelle geschildert habe, und der hochgradig modifizierten, wie sie von Woodruff und Erdmann entdeckt wurde. Wir wollen die drei Fälle von Parthenogenese, zu deren Unterscheidung wir gelangen würden, im folgenden als Parthenogenese a, b und c bezeichnen; sie würden sich voneinander vor allem im Verhalten des Hauptkerns unterscheiden. Im Fall a würden die Veränderungen am Hauptkern genau so verlaufen wie bei der gewöhnlichen Konjugation und erst in vorgerückter Stunde anfangen, nachdem der Nebenkern mit den Reifeteilungen begonnen hat. Im Fall c dagegen würde die Rückbildung des Hauptkerns einen ganz anderen Charakter tragen, den Charakter eines degenerativen Vorgangs, welcher von den Zuständen des Nebenkerns unabhängig ist und aus eigenen inneren Ursachen sich entwickelt. Hiermit würde auch übereinstimmen, dass der Prozess mit intensiven Strukturveränderungen des Hauptkerns beginnt. Dieselben gehen den Veränderungen an den Nebenkernen so weit voraus, dass die Deutung naheliegt, es möchte die Rückbildung des funktionsuntüchtig gewordenen Hauptkerns die Veränderungen der Nebenkerne ausgelöst haben. Diese letzteren besitzen gar nichts mehr von den charakteristischen Vorgängen, welche bei der Konjugation der Reifeteilung vorausgehen und von mir im Fall a ebenfalls nachgewiesen werden konnten. Ich hebe besonders hervor, dass von dem für die Reifung so sehr charakteristischen Sichelstadium des Nebenkerns auch keine Andeutung erhalten ist. In letzterer Hinsicht würde die Mittelstellung des Falles b ganz besonders in die Augen fallen. Denn die heteropolen Kerne der Fig. 2a erinnern wenigstens etwas an die Sichelkerne; nur besitzen sie das Auffallende, dass die Kernvergrößerung keine so bedeutende ist, dass ferner die merkwürdige Struktur an Kernen nachgewiesen wurde, bei welchen eine Vermehrung auf die Zahl 4 schon eingetreten war, bei welchen daher an eine Vorbereitung der Reifeteilung nicht gedacht werden kann.

Man könnte den ganzen Tatsachenkomplex, über den ich berichtet habe, in folgender Weise deuten, indem man zugleich die Erscheinungen der Konjugation mit in den Kreis der Erwägungen einbezieht. Es gibt Zustände im Entwickelungsleben der Para-

maecien, deren Eintritt von mehr oder minder intensiven, durch vorausgegangene lebhafte Teilungen verursachten funktionellen Veränderungen der Organisation bedingt wird, in denen die Tendenz besteht, den Kernapparat des Infusors zu reorganisieren. Sind die Veränderungen relativ geringfügig, so bedarf es der Konjugation, damit durch dieselbe die Reifung der Nebenkerne und im weiteren Verlauf die Rückbildung der Hauptkerne herbeigeführt wird. Dass auf diesem Stadium die Veränderungen nicht sehr tiefgreifende sind, lässt sich daraus entnehmen, dass die Tiere die Fähigkeit besitzen, wenn sie an der Konjugation verhindert und mit genügendem Futter versehen werden, sich lange Zeit über durch Teilung weiter zu vermehren. Daher besitzen die äußeren Bewirkungen (Hunger, Wechsel der Temperatur, chemische Einflüsse) auf den Eintritt der Konjugation einen bedeutenden Einfluss, indem sie eine Tendenz zur Kernreorganisation, welche durch günstige Lebensbedingungen zum Verschwinden gebracht werden kann, aktivieren. Sind die funktionellen Veränderungen der Paramaecien weiter gediehen, so tritt die von mir beobachtete normale Parthenogenesis ein, bei welcher die auf Reorganisation hinzielenden Veränderungen wie bei der Konjugation mit den Nebenkernen beginnen und sekundär den Hauptkern in Mitleidenschaft ziehen, aber völlig spontan auftreten ohne den durch die Konjugation ausgeübten, für den Eintritt der Erscheinungen unerlässlichen Reiz. Eine weitere Steigerung führt dahin, dass die Desorganisation des Hauptkerns immer mehr in den Vordergrund tritt, die Veränderungen der Nebenkerne dagegen den Charakter von Folgeerscheinungen annehmen. Zugleich verwischen sich die Besonderheiten, durch welche die Reifeteilungen der Nebenkerne bei der Konjugation ausgezeichnet sind. Letzteres gilt besonders von dem Material, welches den Untersuchungen von Woodruff und Erdmann gedient hat. Man würde gar kein Recht haben, hier von Parthenogenese zu sprechen, wenn nicht durch ausgedehnte Untersuchungen der beiden Autoren der Beweis erbracht wäre, dass wie bei der Konjugation der Infusorien ein Teil der durch Teilung entstandenen Nebenkernspindeln vergleichbar den Richtungskörpern zugrunde geht und eine Spindel übrig bleibt, welche durch fortgesetzte Teilung Anlagen zu neuen Haupt- und Nebenkernen liefert. Bei meinem Material ist dieser für die Deutung der Vorgänge so wichtige Nachweis nicht erbracht worden. Wir müssen daher hier mit der Möglichkeit rechnen, dass die Entwickelungsvorgänge, von denen ich einige Stadien habe beobachten können, zu einem anderen Resultat führen. Damit komme ich auf die Deutung zu sprechen, welche ich vor 25 Jahren unter dem frischen Eindruck meiner Beobachtungen für wahrscheinlich erklärt habe.

Zugunsten meiner ursprünglichen Deutung, dass die Teilungen der Nebenkerne und die Zerstückelungen des Hauptkerns nicht auf

eine parthenogenetische Erneuerung des gesamten Kernapparats von einem gereiften Nebenkern aus hinauslaufen, sondern durch funktionelle Störungen im Teilungskern bedingt sind, kann ich die Ergebnisse von Untersuchungen anführen, welche Dr. Kasanzeff auf meine Veranlassung hin im Münchener zoologischen Institut angestellt hat. Dieselben sind leider wenig bekannt geworden, weil der Verfasser sie nur als Doktordissertation, nicht in einer Zeitschrift veröffentlicht hat. Ich gebe daher hier außer einer kurzen Darstellung der gewonnenen Resultate noch die Kopien einiger Zeichnungen, welche die große Ähnlichkeit der von Kasanzeff und mir beobachteten Kernveränderungen erläutern sollen (Fig. 3). Freilich beziehen sich dieselben nicht auf *P. aurelia*, sondern auf das nur mit einem Nebenkern ausgestattete *P. caudatum*. Der Zweck der Kasan-

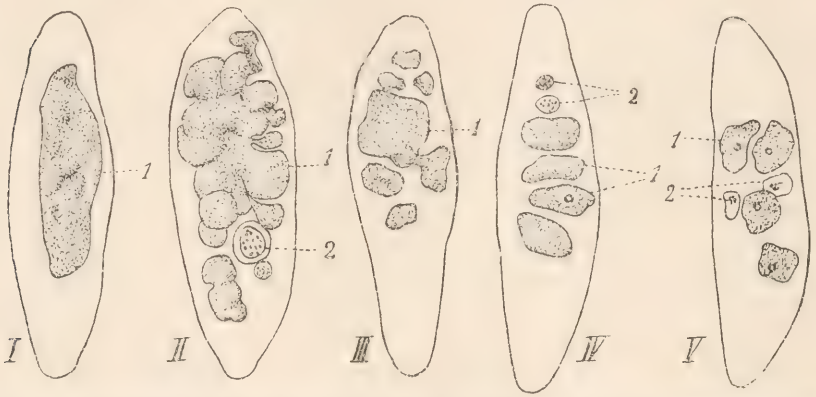


Fig. 3. Hypertrophie und Zerstückelung des Hauptkerns von *Paramaecium caudatum* nach Kasanzeff.

zeff'schen Untersuchung war, die Veränderungen zu erforschen, welche der Kernapparat erfährt, wenn Paramaecien, welche lange Zeit reichlich gefüttert worden waren, plötzlich intensiver Hungerwirkung ausgesetzt wurden. Das Resultat war in mehreren Untersuchungsreihen das gleiche und wurde dadurch festgestellt, dass von einer in Futter gehaltenen Stammkultur Hungerkulturen abgezweigt und die Veränderungen durch zeitweilige Abtötungen aus Hunger- und Stammkultur festgestellt wurden. Folge des Hungerns war ein enormes Anwachsen des Hauptkerns unter Abnahme des Protoplasmakörpers. In einer Kultur waren noch Teilungen möglich. Diese Hungerteilungen unterschieden sich von den „Futterteilungen" durch geringere Größe des gesamten Tieres, vor allem aber durch nicht nur relativ, sondern sogar absolut bedeutendere Größe des Hauptkerns. In den meisten Fällen wurde jedoch das Kernwachstum von keinen Teilungen begleitet. Nur die Nebenkerne rückten vom Hauptkern ab und erlitten Veränderungen, welche ähnlich den

von mir beschriebenen und in Fig. 1 abgebildeten zu Teilungen führten Es bildeten sich heteropole Kerne, Spindeln, welche schlank und zugespitzt waren und die Kernmembran nicht ausfüllten, so dass sie von einem Pol aus betrachtet wie Kernbläschen mit einem zentralen Nukleolus aussahen. Auch Teilungsstadien der Nebenkernspindeln und Tiere mit zwei ruhenden Nebenkernen fanden sich in dem von Kasanzeff untersuchten Material. Was nun den Hauptkern anlangt, so war derselbe auf frühen Stadien der Hungerwirkung so enorm herangewachsen, dass er den größten Teil des Tieres ausfüllte; später erfuhr er eine Verkleinerung, indem er in Stücke zerfiel, welche zum Teil resorbiert wurden. Auf vorgerückten Stadien der Hungerwirkung fanden sich Tiere mit doppeltem Nebenkern und in 4 Stücke zerfallene Hauptkern; sie erinnern in ihrem Aussehen an Paramaecien, welche aus der Konjugation hervorgegangen sind und nunmehr beginnen, ihren Kernapparat zu erneuern, namentlich an die Bilder, welche Maupas in seinem grundlegenden Werk von exkonjugierten Tieren gegeben hat, welche genötigt sind, bei Ausschluss von Nahrung ihre Kern zu rekonstruieren. Die vier Kernstücke wären den vier „Placenten" oder Hauptkernanlagen zu vergleichen, welche sich durch Teilung aus dem befruchteten Nebenkern entwickelt haben. Woodruff und Erdmann könnten somit die Stadien als Beweise für eine vorausgegangene Parthenogenese in Anspruch nehmen; sie könnten zur Stütze ihrer Auffassung noch weiter anführen, dass Kasanzeff gelegentlich Individuen gefunden hat, welche keine Spur von Hauptkern, wohl aber einen Nebenkern besaßen, eine Beobachtung, die ich ebenfalls gelegentlich in Hungerkulturen gemacht habe. Einkernige Paramaecien bilden aber in der Entwickelungsreihe parthenogenetischer Formen nach Woodruff und Erdmann, wie ich oben auseinandergesetzt habe, eine wichtige Etappe. Indessen, der hier gemachte Versuch, die Resultate der Kasanzeff'schen Untersuchungen im Sinne einer stattgehabten Parthenogenesis zu deuten, stößt auf mancherlei Schwierigkeiten. Bei der Genauigkeit, mit welcher, wie ich weiß, Kasanzeff seine Serien von Hungerkulturen untersucht hat, wäre es unverständlich, dass er die vielen Zwischenformen übersehen hätte, welche unter Voraussetzung einer parthenogenetischen Entwickelung hätten vorhanden sein müssen. Ich nenne nur die wichtigsten: Rückbildung der Reifespindeln zu Richtungskörpern, Vermehrung des nach der Reife zurückgebliebenen Neben-

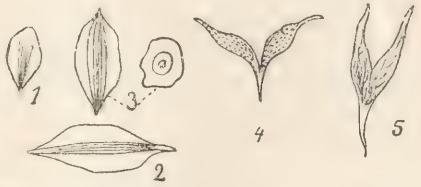


Fig. 4. Nebenkerne hungernder Paramaecien nach Kasanzeff. *1* heteropoler Kern, *2* Spindel, *3* Spindel in seitlicher Ansicht und auf dem optischen Querschnitt, *4* und *5* konjugierende Spindeln.

kerns, allmähliches Wachstum der Teilprodukte dieses Nebenkerns zu den Hauptkernanlagen. Letzteres ist aber ein langdauernder und daher sehr in die Augen fallender Vorgang, bei welchem eine Menge sehr charakteristischer und gar nicht zu übersehender Bilder entstehen. Da ferner in den Kasanzeff'schen Kulturen die Masse des hypertrophischen Hauptkerns durch Zerstückelung und nicht durch Abgabe kleiner Granula reduziert wird, wie bei der Parthenogenese von *Paramaecium aurelia* nach Woodruff und Erdmann, müssten neben etwaigen vom Nebenkern aus gebildeten Hauptkernanlagen die Reste des zugrunde gehenden Hauptkerns nachweisbar gewesen sein, was trotz genauer methodischer Untersuchung von Kasanzeff nicht beobachtet wurde. Das Vorkommen von Paramaecien mit Nebenkern ohne Hauptkern führt Kasanzeff auf eine abnorme Teilung zurück, bei welcher zwar der Nebenkern geteilt wurde, der Hauptkern dagegen ungeteilt dem einen Teilprodukt zufiel.

Viele der Entwickelungsstadien, welche Kasanzeff aus methodisch geführten Hungerkulturen beschrieben hat, kann man übrigens ohne große Mühe in jeder schlecht gefütterten Paramaecien-Kultur auffinden. Ich habe öfters Gelegenheit gehabt, sie selbst zu beobachten, namentlich Tiere mit einem in 2 oder 4 Stücke zerfallenen Hauptkern, einige Male auch Tiere, welche wohl einen Nebenkern, aber keinen Hauptkern besaßen, von denen es mir gleichfalls sehr wahrscheinlich ist, dass sie durch abnorme Teilung entstehen, bei der das eine Teilprodukt den ganzen Hauptkern enthält, das andere dagegen leer ausgeht. Der Mangel der für Konjugation und Parthenogenese charakteristischen, wegen ihrer langen Dauer leicht nachweisbaren Zwischenstadien hatte mich immer bestimmt, die Beobachtungen durch Annahme trophischer Störungen der Infusorien zu erklären. Auf Grund dieser Erfahrungen hatte ich Herrn Kasanzeff veranlasst, die merkwürdigen Kernveränderungen genauer zu untersuchen. Nach den Resultaten der Kasanzeff'schen Untersuchungen habe ich keine Veranlassung, meine ursprüngliche Deutung der Befunde aufzugeben. Und so komme ich, wenn ich das Für und Wider der beiden Auffassungen abwäge, zu dem Resultat, dass es außer der völligen Erneuerung des Kernapparats, wie sie durch Konjugation und Parthenogenese herbeigeführt wird, noch Reorganisationen der Infusorien gibt, bei welchen die alten Nebenkerne und Hauptkerne erhalten bleiben und letztere nur eine Reduktion ihrer Maße erfahren. Ich will sie im Gegensatz zu den durch geschlechtliche Vorgänge bedingten Veränderungen im folgenden als trophische oder vegetative Veränderungen der Kerne bezeichnen, weil sie durch die Ernährung und das Wachstum der Zelle bedingt werden. Sie finden sich auch bei anderen Protozoen, und zwar in einem Zusammenhang, bei welchem Befruchtungsvorgänge völlig ausgeschlossen

sind und nur die Annahme funktioneller Veränderungen zulässig ist. Wahrscheinlich handelt es sich um fundamentale Erscheinungen des Zellenlebens, welche auch bei vielzelligen Tieren, sofern die Vorbedingungen dazu gegeben sind, nicht fehlen.

2. Die Depressionszustände der Protozoen und die Weismann'sche Lehre vom Ursprung des Todes.

Die Zellveränderungen, von denen im vorausgehenden Abschnitt die Rede war, sind für mich Veranlassung gewesen, mich in einer Reihe von Arbeiten mit der so viel erörterten Lehre Weismann's zu beschäftigen, dass die Protozoen dem physiologischen Tod nicht unterworfen und in diesem Sinne unsterblich seien, dass der Tod sich erst bei den vielzelligen Tieren entwickelt habe als eine durch den Kampf ums Dasein gezüchtete, für die Existenz der Art zweckmäßige Einrichtung. Im Anschluss an die oben gegebenen Auseinandersetzungen komme ich im folgenden noch einmal auf das interessante Problem zurück.

Als ich, veranlasst durch meine Untersuchungen über die Konjugation der Infusorien, ausgedehnte Beobachtungen über die Vermehrungsfähigkeit exkonjugierter, d. h. aus normal verlaufener Konjugation hervorgegangener Infusorien und künstlich getrennter und daher an der Neugestaltung ihres Kernapparats verhinderter Copulae unternahm und demgemäß für beiderlei Zustände genaue Zählkulturen durchführte, wurde ich aufmerksam, dass die Intensität der Vermehrung und Ernährung der zur Zucht benutzten Paramaecien auch bei einem Hunger ausschließenden Überschuss von Nahrung keine konstante ist, sondern dass Zeiten gesteigerter Nahrungsaufnahme und Vermehrung mit Zeiten wechseln, in denen beide Prozesse vollständig unterbrochen sind. Für die Zeiten, in denen die Infusorien weder Nahrung aufnehmen noch sich teilen, haben wir oben schon den von Calkins stammenden Ausdruck „Depression" eingeführt. Die gleichen Erscheinungen konnte ich ferner bei methodischen Kulturen von *Actinosphaerium Eichhorni* und später auch von *Dileptus gigas* feststellen. Beide Formen bieten den Vorteil, dass sich namentlich das Aufhören der Nahrungsaufnahme viel schöner erkennen lässt als bei den von Bakterien lebenden Paramaecien, weil sie mit den intensiv blaugefärbten und daher als Nahrungsballen leicht nachweisbaren Stentoren gefüttert werden können. Mit der Kultur von Actinosphaerien war freilich der Übelstand verbunden, dass bei der so außerordentlich variierenden Körpergröße und der Tendenz, zeitweilig in größerer Zahl zu riesigen Individuen zu verschmelzen und nach einiger Zeit wieder in kleinere Stücke sich aufzuteilen, ein zahlenmäßiger Ausdruck für die Zunahme lebender Substanz nicht gefunden werden konnte. — Es stellte sich ferner heraus, dass durch die Einführung günstiger Existenzbedin-

gungen der Eintritt von Befruchtungsvorgängen und Cystenbildung ausgeschlossen werden konnte, dass aber alle, auch die sorgfältigst geführten Kulturen nach einigen Monaten schließlich in einer Zeit besonders hochgradiger Ernährungs- und Teilungsunfähigkeit zugrunde gingen.

Schon frühzeitig wurde ich auf die der wechselnden Vermehrungsintensität entsprechende verschiedene Beschaffenheit der Kerne aufmerksam, dass ein Anwachsen der Masse von Kernsubstanz der Zeit der Teilungs- und Ernährungsunfähigkeit der Protozoen vorangeht und offenbar Ursache derselben ist. Dieselbe äußert sich in einer Vergrößerung des Hauptkerns bei Paramaecien, in einer Vermehrung der Einzelkerne oder Kernstücke bei *Actinosphaerium* und *Dileptus*. Reduktion der Kernmasse, welche in die Zeit der Teilungsunfähigkeit fällt, führt zu einem Wiedererwachen gesteigerter Lebenstätigkeit; sie wird bei Paramaecien durch die oben besprochene Zerstückelung des Hauptkerns, bei *Actinosphaerium* durch Umwandlung eines Teils der Kernbläschen in Chromidien eingeleitet. Welche Grade die Kernvergrößerung erreichen kann, möge die Fig. 5 lehren.

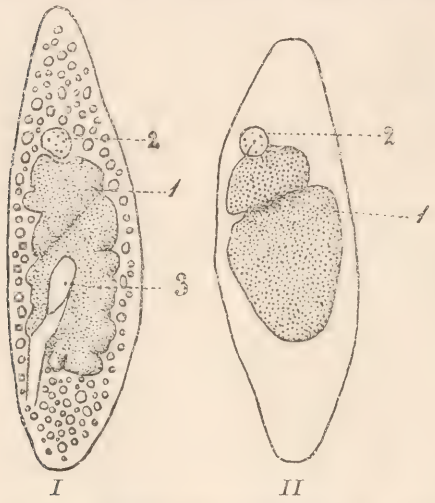


Fig. 5. *Paramaecium caudatum* in tiefer Depression. *I* Hypertrophischer Kern, *II* beginnende Zerstückelung. *1* Hauptkern, *2* Nebenkern, *3* Cytostom.

Dieselbe stellt zwei Paramaecien aus einer zu Ende gehenden, mehrere Monate fortgeführten Futterkultur dar. Abgesehen von der Kernvergrößerung zeichneten sich die Tiere durch schwärzliche Färbung aus, wie sie auch bei Konjugation beobachtet wird und mit der Bildung von „Exkretkörnern“ zusammenhängt. Eines der beiden abgebildeten Exemplare zeigt die beginnende Kernzerstückelung. Ein ähnliches Missverhältnis zwischen Kernmasse und Masse des Protoplasma, wie es in Futterkulturen durch „funktionelles Wachsen“ des Kerns herbeigeführt wird, kann auch durch Hungerkulturen erzielt werden und zwar durch Abnahme des Protoplasma. Letztere Erfahrung war ein weiterer Grund, dass ich Herrn Dr. Kasanzeff, veranlasste die Untersuchungen über den Einfluss des Hungers bei *Paramaecium* anzustellen, von denen oben schon die Rede war[3]).

3) Die Auffassung, welche ich hier kurz rekapituliert habe, habe ich schon 1899 in gleicher Weise vorgetragen. Ich erlaube mir, aus meiner damaligen Arbeit,

Die Ähnlichkeit der funktionellen und der durch Hunger bedingten Kernhypertrophie ist klar ersichtlich, wenn man meine Abbildungen mit den von Kasanzeff gegebenen Zeichnungen vergleicht. Auch die Reorganisation des Kernapparats durch Zerstückelung des Hauptkerns ist die gleiche.

Würde die Reduktion der Kernmasse während jeder Depressionsperiode das funktionelle Wachstum des Kerns vollkommen rückgängig machen, so würde schließlich eine völlige Restitutio in integrum eintreten und keine dauernde Schädigung herbeigeführt werden. Würde dagegen ein wenn auch noch so geringer Überschuß an Kernmaterial zurückbleiben, so müsste sich im Lauf zahlreicher Depressionen durch kumulierende Wirkung derselben eine dauernde schließlich zum Tod führende Schädigung entwickeln. Dies war auch in den von mir geführten Kulturen der Fall. Die enorme Kernvergrößerung, wie ich sie in Fig. 5 abgebildet habe, fand ich während einer zum Untergang der Kultur führenden Depression von *Paramaecium caudatum*.

Da nun bei der zwischen Kern- und Zellgröße bestehenden Korrelation jede Vergrößerung des Kerns zu einer Vergrößerung des gesamten Infusors führen muss, so muss — die Richtigkeit der oben dargestellten Beobachtungen vorausgesetzt — das Herannahen einer Depression sich nicht nur in einer Verlangsamung der Teilung sondern auch in einer Vergrößerung des Infusorienkörpers ausdrücken. Ich habe diese Erwartung bestätigt gefunden und durch zahlreiche Messungen eine erhebliche Vergrößerung der Individuen im Lauf einer Kultur für *Dileptus gigas* nachgewiesen. Zu gleichen Resultaten ist in der Neuzeit Lorande Woodruff rücksichtlich des Infusors *Oxytricha*

---

welche in einer wenig verbreiteten Zeitschrift erschienen ist und daher kaum Berücksichtigung gefunden hat, die einschlägigen Stellen zu zitieren.

„Ich habe Paramaecien monatelang bei reicher Fütterung kultiviert und indem ich Sorge trug, dass die Masse der Individuen nicht zu groß wurde, um ein genaues Zählen unmöglich zu machen, habe ich die Fortpflanzungsrate für jeden Tag in dieser Zeit festgestellt. Dabei kam es zu Perioden, in denen tagelang jede Vermehrung unterblieb. Untersuchte ich Paramaecien in dieser Zeit, so ergab sich eine enorme Vergrößerung ihres Hauptkerns, die sich allmählich wieder ausglich. Dabei zerfiel der Hauptkern in zwei und mehr Stücke. Nach geschehener Kernrekonstruktion begann die Vermehrung von neuem. Ebenso ergibt die Untersuchung hungernder Tiere auffallend große Kerne inmitten eines dünnen Überzugs von Protoplasma."

„Auf Grund meiner Untersuchungen an Protozoen habe ich mir folgende Vorstellungen von den Bedingungen, welche die geschlechtliche Fortpflanzung hervorrufen, gebildet Im Verlauf der funktionellen Tätigkeit des Organismus tritt ein Anwachsen der Kernbestandteile auf Kosten des Protoplasma ein und ein immer mehr zunehmendes Missverhältnis in der relativen Masse beider. Dieses Verhältnis kann durch die chromatische Kernreduktion ausgeglichen werden oder durch den Beginn der Geschlechtstätigkeit, wobei ich nicht einmal Vermutungen äußern kann, welche Verhältnisse es entscheiden, ob der eine oder der andere Vorgang eintritt."

fallax gekommen, während von anderen Protozoenforschern die Berechtigung meiner Ansicht in Zweifel gezogen wurde. Exakte Resultate kann man beim Bestimmen der Größe eines Infusors nur dann erhalten, wenn man seine Teilungsgröße bestimmt, d. h. die Maße, welche ein kurz vor der Teilung stehendes Infusor liefert, zum Vergleich benutzt. Ich habe daher bei meinen Angaben nur die Teilungsgrößen von *Dileptus* benutzt und glaube, dass die abweichenden Resultate anderer Forscher darauf zurückzuführen sind, dass sie nicht in gleicher Weise verfahren sind wie ich.

Von den Erscheinungen der funktionellen Kernhypertrophie und ihrer Beseitigung durch Kernzerstückelung ausgehend habe ich weiter versucht, für die Rolle, welche die Befruchtung im Lebenszyklus der Protozoen spielt, ein Verständnis zu gewinnen. Denn in allen Fällen, in denen wir über genauere Untersuchungen verfügen, hat sich herausgestellt, dass in die Zeit der Konjugation und Kopulation der Protozoen ebenfalls eine enorme Reduktion der Kernmasse fällt. Bei *Actinosphaerium* gehen in den die Geschlechtstätigkeit vorbereitenden Stadien 95 % aller Kerne zugrunde; die 5 % übrig bleibenden Kerne büßen bei der Reifeteilung noch weitere $^3/_4$ ihres Chromatins ein. Bei Infusorien wird, von wenigen Ausnahmen abgesehen, der gesamte funktionierende Kern, der Hauptkern aufgelöst und durch den sehr viel kleineren Nebenkern ersetzt. Es sind das übrigens die gleichen Erscheinungen, welche auch bei den vielzelligen Tieren beobachtet werden. Denn auch bei den Metazoen gibt es im Entwickelungsleben keinen Zeitpunkt, auf welchem die Kernmasse der Zelle so hochgradig reduziert wäre, wie zur Zeit der Eireife und Befruchtung.

Die zweite und wichtigere Erscheinung der Befruchtung, die Vermischung von zweierlei Idioplasmen, die Amphimixis, lasse ich bei meinen heutigen Betrachtungen außer acht. Ich habe zwar früher auch für sie eine Erklärung zu geben versucht, indem ich davon ausging, dass die Einführung einer fremden Kernsubstanz in den Zellkörper ein den Stoffaustausch mit dem Protoplasma hemmendes und somit ihn regulierendes Moment abgeben müsse. Die hierin enthaltene Hypothese kann sich aber zunächst noch auf keine Beobachtungen stützen. Wenn wir somit die Bedeutung der Amphimixis von der Erörterung ausschalten, so gilt alles über Konjugation Gesagte auch für die Erscheinungen der Parthenogenese, bei welcher die Rückbildung der funktionierenden Kerne und die Reifung der zur weiteren Entwickelung dienenden Geschlechtskerne in gleicher Weise abläuft, wie bei der Befruchtung.

Fassen wir, ehe wir nun weiter auf die Beurteilung der Weismann'schen Lehre vom Ursprung des Todes eingehen, das über Depression, Konjugation und Parthenogenese Gesagte zusammen, so haben die verschiedenen Prozesse das Gemeinsame, dass sie das

durch funktionelle Veränderungen gestörte Gleichgewicht des Organismus wieder herstellen, indem Bestandteile, welche die Funktion behindern, entfernt werden. Ich sprach daher in einer früheren Veröffentlichung (1906) von einem „Partialtod der Protozoenzelle". Derselbe ist wenig sinnfällig bei den im Anschluss an die Depressionen vor sich gehenden Reorganisationen, dagegen sehr ausgesprochen bei Konjugation und Parthenogenese, bei denen ansehnliche Teile des Körpers zugrunde gehen. Dabei zeigt die Konjugation das Besondere, dass sie schon zu einer Zeit auftritt, in welcher die Notwendigkeit einer so tiefgreifenden Umgestaltung der Organisation noch nicht vorhanden ist, zu einer Zeit, in welcher der Organismus noch so lebensfähig ist, dass er sich noch monatelang weiter vermehren kann, wenn man ihn an der Konjugation verhindert und ihm günstige Existenzbedingungen bietet. Die Konjugation ist somit eine prophylaktische Einrichtung, was man ja vom Standpunkt der Arterhaltung aus auch von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen sagen kann; sie tritt ein, ehe die Gefahr vorhanden ist, welche vermieden werden soll.

Wir sehen somit, auch den Protozoen ist der Tod nicht in dem Sinne fremd, wie es Weismann angenommen hat; auch die Protozoen verhalten sich wie Maschinen, welche bei ihrer Tätigkeit nicht nur das ihnen zugeführte Material zu Arbeitsleistung verbrauchen, sondern zugleich auch eine ihren Fortbestand gefährdende Abnutzung erfahren. Wenn die Abnutzung bei Protozoen nicht zum Untergang führt, so hängt es damit zusammen, dass die Tiere die Fähigkeit haben, die durch Abnutzung entstandenen Schäden selbsttätig auszubessern. Ihnen stehen hierfür die verschiedensten Möglichkeiten zu Gebote, die Reorganisationen während der Depressionszustände, Konjugation, in manchen Fällen auch Parthenogenese. Wahrscheinlich reiht sich hier auch die Cystenruhe an[3]). Die Protozoen können diese Möglichkeiten ausnutzen, weil sie die Fähigkeit haben, je nachdem es nötig ist, den Ablauf der Lebensvorgänge einzuschränken. Letzteres ist eine Konsequenz ihrer Einzelligkeit, weil die Bedürfnisse des Zellenlebens und des Lebens des Gesamtorganismus die gleichen sind. Ich sprach daher von einem „cytotypischen" Leben der Protozoen.

Es kann nach meiner Ansicht keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben Gesetzmäßigkeiten des Zellenlebens, welche wir von Protozoen kennen, auch für die einzelnen Zellen der Metazoen gelten.

3) Meine schon früher ausgesprochene Vermutung, es möchte während der Cystenruhe eine Reorganisation des Kernapparats der Protozoen herbeigeführt werden, hat in der Neuzeit durch Untersuchungen über *Stylonychia pustulata* eine weitere Bestätigung erfahren. Wie Fermor gezeigt hat, wird bei der Enzystierung dieses Infusors der alte Hauptkern zerstört und von den Nebenkernen aus der Kernapparat neu hergestellt.

Auch die Metazoenzelle wird um so kräftiger für den Lebensprozess sein, je weniger Zeit seit ihrer Entstehung aus einem befruchteten oder parthenogenetischen Ei verflossen ist. Auch die Metazoenzelle wird nicht ins unbegrenzte funktionieren können, sondern, um funktionsfähig zu bleiben, Ruhepausen benötigen, ähnlich den Depressionen der Protozoen. Das Neue, was in der Vielzelligkeit gegeben ist, besteht darin, dass für den Ablauf des Lebensprozesses der einzelnen Zellen nicht mehr deren eigene Bedürfnisse allein maßgebend sind, sondern die Bedürfnisse des Gesamtorganismus von mehr oder minder ausschlaggebender Bedeutung werden. In diesem Sinne habe ich von einem „organotypischen" Leben der Metazoenzelle gesprochen, weil sie Teil eines Organs ist, dessen Lebenstätigkeit vom Bedürfnis des Gesamtorganismus bestimmt wird. Je höher organisiert ein Lebewesen ist, um so mehr werden seine Teile vom Ganzen abhängig, um so mehr wird das gesamte Leben der Zelle, ihre Teilungsfähigkeit, die Art und die Intensität ihrer Funktion „organotypisch". Damit schwindet für die einzelne Zelle die Möglichkeit, nach eigenem Bedürfnis die zu ihrer Reorganisation nötigen Zeiten der Ruhe einzurichten und die schädigenden Folgen der Funktion zu vermeiden, wie es für die Protozoen erwiesen ist. So werden Erscheinungen des Zellenlebens, deren Gefahren bei einzelligen Organismen vermieden werden können, bei vielzelligen Organismen zu einer Quelle des Todes. Der Tod ist dieser Auffassung zufolge eine aus dem Lebensprozess sich ergebende Notwendigkeit, nicht wie Weismann annimmt eine Einrichtung, welche sich zufällig entwickelt hat und zu einer ständigen geworden ist, weil sie sich als zweckmäßig bewährt hat. Mit dieser Auffassung steht in vollster Erfahrung, dass bei Schwämmen und Coelenteraten, bei denen im allgemeinen die Abhängigkeit der einzelnen Teile vom Ganzen eine geringe ist, bei denen ein hohes Maß von Regenerationsfähigkeit und die Tendenz zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung an das zytotypische Wachstum der Protozoen erinnern, der physiologische Tod lange nicht die Rolle spielt wie bei Wirbeltieren und Arthropoden. Es wäre denkbar, dass man z. B. *Hydra* unter günstigen Existenzbedingungen ähnlich den Protozoen jahrelang auf dem Weg ungeschlechtlicher Fortpflanzung erhalten könnte.

Zu denselben Resultaten, zu denen ich bei der Züchtung von Paramaecien, Dilepten und Actinosphaerien gelangt bin, wurde völlig unabhängig von mir auch Calkins geführt, als er in Hinblick auf die Weismann'sche Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen in exakter Weise Paramaecien züchtete. Während ich aber nur kurze Mitteilungen über die Endresultate meiner Kulturen veröffentlicht habe, hat Calkins genaue Angaben über den Verlauf seiner Protozoenkulturen gemacht und in mustergültiger Weise

Kurven konstruiert, welche die periodische Ab- und Zunahme der Teilungsenergie der Paramaecien veranschaulichen und daher von allen späteren Forschern, welche sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, nachgeahmt worden sind. In Übereinstimmung mit mir hält er an der Auffassung fest, dass wenn man Protozoen auch noch so sorgfältig kultiviere, bei Ausschaltung von Konjugation und Encystierung es nicht möglich sei, sie unbegrenzt zu züchten, wie es Weismann beim Vertreten seiner Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen vorausgesetzt hatte. Bei allen seinen Kulturen traten schließlich so tiefe Depressionen ein, dass in ihnen die letzten Individuen zugrunde gingen. Was meine Angaben über die den Depressionen zugrunde liegenden Kernveränderungen anlangt, so konnte Calkins dieselben nicht bestätigen.

In den letzten 10 Jahren hat endlich Lorande Woodruff mit einer bewundernswerten Energie die Frage nach dem Verlauf von Protozoenkulturen aufs neue aufgenommen. Seiner ausgezeichneten Methodik des Züchtens ist es geglückt, einen Stamm von *Paramaecium aurelia* seit dem Jahr 1907 in ununterbrochener Zählkultur ohne eingeschaltete Konjugationsepidemien zu züchten und den Beweis zu führen, dass die Lebensfähigkeit desselben bis heute noch keine Abschwächung erfahren hat. Eine gleichmäßige Vermehrung der Tiere hat aber auch er trotz aller Bemühungen nicht zu erzielen vermocht; die periodischen Depressionen, das An- und Abschwellen der Vermehrungsintensität sind auch für die von ihm nach Calkins Vorgang konstruierten Kurven charakteristisch. Woodruff ist zu den Weismann'schen Anschauungen zurückgekehrt, er schließt einen vor Jahresfrist erschienenen Aufsatz mit den Worten: „Diese Untersuchung hat uns gezeigt, dass unter günstigen äußeren Umständen das Protoplasma der zuerst isolierten Zelle die Potenz hatte, ähnliche Zellen bis zu einer Zahl 2^{3340} und eine Masse Protoplasma von mehr als 10^{1000}mal der Masse des Erdballs zu erzeugen. Dieses Resultat, glaube ich, bestätigt unzweifelhaft die Annahme, dass das Protoplasma einer Zelle unter günstigen äußeren Umständen ohne Hilfe von Konjugation oder einer künstlichen Reizung imstande ist, sich unbegrenzt fortzupflanzen und zeigt ferner in klarer Weise, dass das Altern und das Befruchtungsbedürfnis nicht Grundeigenschaften der lebenden Substanz sind."

Nach meiner Ansicht sind die Resultate, zu denen in dem unseren Auseinandersetzungen zum Ausgangspunkt dienenden Artikel Woodruff gemeinsam mit Rhoda Erdmann gelangt ist, mit den hier zitierten Sätzen unvereinbar. Woodruff nimmt nunmehr selbst an, dass jede Depressionsperiode durch eine parthenogenetische Regeneration des gesamten Kernapparats bedingt werde. Das wäre in dem Sinn, wie ich es oben definiert habe, ein partieller Zellentod, eine Umwandlung der Zelle in viel energischerer Weise,

als ich es in meinem Vortrag über die Ursache des Todes vorausgesetzt hatte. Denn die Idee, dass in der Entwickelung eines Protozoon Zustände eingeschaltet wären, auf denen die gesamte Zelle zugrunde ginge, ist ja selbstverständlich auch für einen Gegner Weismann's ausgeschlossen. Will man die Kluft, welche nach Weismann zwischen einzelligen und vielzelligen Tieren besteht, überbrücken, so kann das eben nur in der Weise, wie ich es versucht habe, geschehen, dass man bei den Protozoen die Anfänge von Prozessen nachweist, welche bei den Vielzelligen mit wachsender Organisationshöhe mit Notwendigkeit zum Tode führen mussten. Ich betone den Zusatz „mit wachsender Organisationshöhe". Denn wie ich schon hervorgehoben habe, ist es keineswegs ausgemacht, dass nicht bei primitiven Metazoen ähnlich wie bei Pflanzen die Generationsfolge durch ungeschlechtliche Fortpflanzung ins Unbegrenzte fortgeführt werden könnte, wenn nur den Zellen in irgendwelcher Weise Zeit zur physiologischen Ruhe und demgemäß zur Reorganisation gegeben wird.

Wir sehen, Woodruff und Erdmann gehen, indem sie jede Reorganisation der Paramaecien durch Parthenogenese bedingt sein lassen, über das hinaus, was ich zur Erklärung der Depressionszustände aufgestellt habe. Ich möchte aber die Frage hier aufwerfen, ob die Sachlage sie jetzt schon zu so weitreichenden Folgerungen berechtigt. Ich glaube, dass man diese Frage verneinen muss. Es ist keineswegs erwiesen, dass die Depressionszustände der Protozoen überall durch die gleichen morphologischen Veränderungen bedingt sein müssen.

Die exakten Untersuchungen über die Kernveränderungen, welche Woodruff und Erdmann auf Parthenogenese beziehen, wurden in der Zeit vom Oktober 1913 bis April 1914 angestellt; die Verfasser konnten in dieser Zeit fünf Depressionsperioden genauer verfolgen. An früher konserviertem Material konnten sie ferner nachträglich noch feststellen, dass ähnliche Erscheinungen schon früher vorgekommen waren und zwar in der von Woodruff allein seit dem Jahre 1907 geführten Kultur in der Zeit der Generationen 426, 452, 866, 910, 1201, 1452, 1498, 1521, 1755, 1827, 2056, 2256. Aus der knappen Fassung der vorläufigen Mitteilung lässt sich nicht entnehmen, ob das zu nachträglichem Studium benutzte Material genügend reichlich und methodisch konserviert worden war, um die Möglichkeit anderweitiger Formen der Kernreorganisation auszuschließen oder ob die Annahme parthenogenetischer Entwickelungsvorgänge erfolgte, weil anderweitige Vorgänge nicht in Erwägung gezogen wurden. Ferner ist zu beachten, dass die Angaben Woodruff's über die Depressionen, welche der 426. Generation vorausgegangen waren, nichts aussagen. Noch weniger ist bekannt, wieviel Generationen — von einer Kopula aus gerechnet — schon

verflossen waren, als Woodruff das *Paramaecium* in Kultur nahm. Unter diesen Umständen muss es als eine offene Frage angesehen werden, ob auch die früheren gar nicht oder wenigstens nicht mit genügender Genauigkeit untersuchten Depressionen unter dem Bild einer parthenogenetischen Entwickelung, also unter völliger Auflösung des alten Hauptkerns und Bildung eines neuen Hauptkerns vom Nebenkern verlaufen sind. Ich erhebe diese Einwände, um zur Vorsicht zur mahnen beim Generalisieren von Befunden, zu denen Erdmann und Woodruff beim Studium einer viele Jahre alten Kultur gelangt sind.

Daraus, dass die Depressionen bei der 5000. Generation den Charakter von Parthenogenese besaßen, folgt noch nicht, dass das in früheren Zuchtperioden ebenso gewesen ist. Es ist möglich, dass die Erscheinungen der Kernreorganisation sich im Laufe der Kultur erst allmählich gesteigert haben. Vielleicht waren die frühesten Depressionen nur durch geringfügige Veränderungen des Hauptkerns bedingt, steigerten sich allmählich im Lauf der Kultur zu Zerstückelungen desselben ohne Erneuerung vom Nebenkern aus, nahmen dann, wie ich es oben schon auseinandergesetzt habe, den Charakter von typischer Parthenogenesis an, wie ich sie im ersten Teil dieser Arbeit geschildert habe, bei denen wie bei der Konjugation sich zunächst die Nebenkerne und dann erst die Hauptkerne verändern, bis schließlich nach langer Kultur der von Woodruff und Erdmann beschriebene Zustand erreicht wurde, bei welchem zunächst der Hauptkern zerstört wurde und dann erst die Nebenkerne heranreiften.

Wenn ich den an und für sich sehr interessanten Resultaten gegenüber bei der theoretischen Verwertung derselben einige Vorsicht für geboten halte, so sind zweierlei Erwägungen für mich maßgebend. 1. Nachdem ich zum ersten Male auf die während der Depressionszustände auftretenden Kernveränderungen hingewiesen habe, ist auf dieselben viel geachtet worden, so von Calkins, Popoff, Woodruff selbst u. a., ohne dass irgend etwas von den so auffälligen Veränderungen, wie sie das Wesen der Parthenogenese ausmachen, beobachtet worden wäre. Abgesehen von Popoff sind alle Beobachter, auch Woodruff, zu dem Resultat gekommen, dass die der Depression zugrunde liegenden Veränderungen nur physiologischer Natur seien und im Bau der Kerne nicht zum Ausdruck kämen. Dieser Tatbestand macht es wahrscheinlich, dass es Depressionen gibt, bei denen die anatomischen Veränderungen geringfügiger Natur sind.

2. Weitere Erwägungen ergeben sich aus der Berücksichtigung der übrigen Protozoen. Wie ich gezeigt habe, kommen die gleichen Depressionszustände auch bei anderen Klassen der Protozoen vor. Am besten beobachtet sind sie bei *Actinosphaerium Eichhorni*.

Bei diesem Tier halte ich es für ausgeschlossen, dass Parthenogenese die Rolle spielt, welche ihr bei *Paramaecium aurelia* zugewiesen wird. Meine eigenen Untersuchungen sind so eingehend, dass ich mit Sicherheit feststellen kann, dass die Depressionszustände hier nur durch partielle Kernzerstörung, Auflösung der Kerne zu Chromidien, beseitigt werden. Die Befruchtungserscheinungen bei *Actinosphaerium* nehmen bekanntlich einen sehr komplizierten Verlauf, indem sie sich mit Enzystierung kombinieren. Die meisten dieser Erscheinungen müssten auch beim Eintritt von Parthenogenese vorhanden sein und könnten somit nicht übersehen werden.

Bei dieser Sachlage ist es geboten, ehe wir ein definitives Urteil abgeben, die Veränderungen, welche die Kerne der Infusorien im Lauf der Kultur erfahren, in der von Woodruff und Erdmann durchgeführten exakten Weise von Anbeginn zu verfolgen, womöglich beginnend mit Infusorien, welche aus der Konjugation oder der Cystenruhe hervorgegangen sind. Erst wenn dies geschehen ist, werden wir in der Lage sein, uns ein erschöpfendes Bild von den Veränderungen zu machen, welche die tierische Organisation bei Einzelligen im Lauf fortgesetzter Lebensfunktion erfährt.

Wie nun auch diese Untersuchungen ausfallen werden, so kann man das Eine jetzt wohl sagen, dass die Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen in der Form, wie sie von Weismann aufgestellt wurde zu einer Zeit, in welcher man von den Befruchtungsvorgängen der Protozoen noch nichts wusste, sich nicht aufrecht erhalten lässt. Die schönen Untersuchungen, zu denen Erdmann und Woodruff gelangt sind, widerlegen nicht die in früheren Arbeiten von mir vertretene und in diesem Aufsatz wiederholte Auffassung, sondern liefern nur eine neue Bestätigung, dass der Tod der vielzelligen Tiere sich aus Eigentümlichkeiten, die allem Lebendigen zukommen, entwickelt hat, dass der Lebensprozess in sich den Keim des Todes enthält, dass die mit ihm verbundenen Schädlichkeiten bei Protozoen durch Reorganisationsvorgänge hintangehalten werden können, welche aber notgedrungen bei vielzelligen Organismen versagen müssen, je mehr bei wachsender Organisationshöhe das Leben der Einzelzelle in Abhängigkeit von der Gesamtheit gerät.

Zitierte Arbeiten.

Calkins, G. N. Studies on the life history of *Protozoa*. Journ. Exper. Zool., Bd. I, 1904.

Fermor, X Die Bedeutung der Enzystierung bei *Stylonychia pustulata* Ehrbg. Zool. Anzeig. Bd. 42, S. 380, 1913.

Hertwig, Richard. Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Münch. Akademie, Bd. 17, 1889.

— Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen. Sitzb. Gesellsch. f. Morph. u. Phys., Bd. 15, 1899.

Hertwig, Richard. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ebenda Bd. 19, 1903.
— Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschr. f. Haeckel, 1904.
— Über den Ursprung des Todes. Vortrag zum Besten des Pettenkoferhauses. Beilage der Allgem. Zeit., Jahrg. 1906.
— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.
Jennings, H. S. The effect of conjugation in *Paramaecium*. Journ. Exper. Zool., Bd. 14, 1913.
— and Lashley. Biparental inheritance and the question of sexuality in *Paramaecium*. Ebenda Bd. 14.
Kasanzeff, W. Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Inaug.-Dissert., Zürich 1901.
Popoff, M. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Bd. I, 1907.
— Experimentelle zytologische Studien. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.
Woodruff, L. L. Dreitausend und dreihundert Generationen von *Paramaecium* ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biol. Centralbl. Bd. 33, 1913.
— Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of *Oxytricha fallax*. Journ. exper. Zool. Bd. 15.

Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons.

I. Vorläufige Übersicht einiger Arbeiten an der Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden in den Jahren 1911—1913.

Von Einar Naumann.

(VII. Mitteilung aus der Biologischen Station zu Aneboda)[1].

Die Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden (Provinz Småland) ist in einer dieser für große Teile Skandinaviens so charakteristischen Hochmoorgegenden gelegen. Das klargelbe bis dunkelbraune Moorwasser — sehr arm an Kalk und im allgemeinen ein ernährungsbiologisches Minimum für das Kleinplankton des Wassers darbietend — gibt der Gegend ihren hydrobiologischen Charakter. Selbstverständlich eignet sich — für unsere Verhältnisse — eine Gegend dieser Natur sehr für experimentelle Untersuchungen über die Vorbedingungen der Produktion des Wassers, denn der Boden ist überall derselbe kalkarme Torfboden[2]) und das Wasser dazu durchaus ebenso arm an den notwendigen Mineralsalzen wie an der *agilen* organischen Substanz, die eine so wichtige Bedingung für das Üppiggedeihen einer Reihe höherer sowie niederer pflanzlichen Organismen darstellt.

Als ich im Sommer 1911 an der Station mit Untersuchungen über die Nahrungsverhältnisse der Planktonentomostraceen ar-

1) Die VI. Mitteilung erschien in Botaniska Notiser, Lund 1914.

2) Über den wasserchemischen Effekt (soweit aus den Kleinplanktonformationen ersichtlich) der verschiedenen Untertypen der Moorböden hoffe ich später näher berichten zu können.

beitete[3]), hatte ich indessen während längerer Zeit Gelegenheit, eine sehr überraschende Massenentwicklung einer Planktonformation aus *Trachelomonas volvocina* Ehrenb. in einem der Teiche beobachten zu können. Es schien mir diesmal einerseits sehr bemerkenswert, dass in diesen nährstoffarmen Gewässern eine derartige Kolossalformation von der allerdings ernährungsphysiologisch gar nicht anspruchslosen *Trachelomonas volvocina* — Kolkwitz und Marsson (1908) führen sie als β-mesosaprob auf — überhaupt eintreten könnte; und andererseits musste es mich noch mehr verwundern, dass diese Formation wenigstens Wochen hindurch in derselben Höhe im Wasser dominierte und demselben eine (nach Aussagen des Fischmeisters) mehrmonatliche Vegetationsfärbung verlieh. Es schienen mir diese Produktionen vielmehr auf das Vorhandensein gewaltiger Nährstoffmengen hinzudeuten.

Die ökologische Erklärung dieser Verhältnisse wurde indessen recht bald gegeben: denn im Jahre 1911 war eben in diesem Teiche ein Fütterungsversuch mit u. a. Fischmehl (zum ersten Male bei der Station) vorgenommen und demgemäß dürfte das Wasser durch den hierbei bedingten Überfluss an agiler organischer Substanz mit dieser Überproduktion der schwach β-mesosaproben *Tr. volvocina* geantwortet haben (vgl. Naumann, 1911).

Diese Beobachtung aus dem Jahre 1911 veranlasste mich, während des Sommers 1912 eine genaue Untersuchung aller damals angespannten Teiche (ca. 25) betreffs des Kleinplanktons nach den Methoden von Kolkwitz (vgl. l. c. 1911) und Lohmann (vgl. l. c. 1911) zu unternehmen, und zwar verdanke ich dem Anders Jahan Retzius-Fonds der K. Physiogr. Gesellschaft zu Lund eine Unterstützung, wodurch es mir möglich war, einen Teil der erforderlichen Apparatur (die mir damals sonst nicht zur Verfügung stand) selbst anzuschaffen. Obgleich meine Erfahrungen von dem Jahre 1912 einen sehr deutlichen Zusammenhang zwischen Produktion an Kleinplankton (qualitativ wie quantitativ) und dem hauptsächlich durch Fischmehl bedingten Zuschuss zum Wasser an agiler organischer Substanz klarlegten, wünschte ich doch meine Untersuchungen hierüber weiter zu kontrollieren. Im letzten Sommer (1913) habe ich auch — und zwar als Biologe des Fischereivereins für Südschweden — die Möglichkeit gehabt, diese Fragen von neuem durchzuarbeiten und die fast ideale Präzision meiner schon im Jahre 1911 aufgestellten, aber nicht generell ausgeführten Erklärung der Ursachen der höheren Planktonproduktionen gewisser Teiche als einen Effekt der organischen Düngung zu konstatieren. Ich gebe hier unten eine orien-

3) Einige Ergebnisse derselben — und zwar betreffs der ernährungsbiologischen Bedeutung der früher für schwedische Gewässer unbekannten Nannoplanktoncyclotellen des sommerlichen Seenplanktons — sind in der V. Mitteilung, die in Botaniska Notiser im Jahre 1912 erschien, mitgeteilt.

tierende Übersicht einiger der Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen, die vielleicht auch ein gewisses Maß allgemeinen biologischen Interesses darbieten können. Hier kann ich vorläufig nur die Problemstellung in großen Zügen geben; der Ausbau hinsichtlich der feineren Analysis dürfte — und muss wegen der Neuheit der Nannoplanktonkunde — noch lange dauern.

Es sei mir indessen gestattet, zuerst in aller Kürze einige Vorbemerkungen aus der ökologischen Literatur als Einleitung anzuführen[4]). Die Frage betreffs der organischen Ernährung der Pflanzen geht in die 90er Jahre zurück; eine Arbeit in dieser Zeitschrift aus dem Jahre 1897 von Bokorny[5]) — allerdings gewissermaßen nicht die erste auf dem Gebiete — scheint mir indessen besonders wert anzuführen wegen der geistvollen ökologischen Ausblicke, welche im reichen Maße sich in der Arbeit finden und die besonders bemerkenswert sind, weil die allgemeine Durchführung derartiger Gesichtspunkte doch erst in dem 20. Jahrhundert — dank der Arbeiten von Kolkwitz und Marsson — stattgefunden hat. Seit dem Erscheinen von Bokorny's Arbeit ist indessen viel auf diesem Gebiet gearbeitet worden und zwar einerseits im Laboratorium (eine zusammenfassende Darstellung hierüber siehe bei Richter, l. c. 1911), anderseits in der freien Natur, wo Kolkwitz und Marsson für die gesamte moderne Limnobiologie grundlegende Beobachtungen gemacht haben, die zuerst im Jahre 1902 (vgl. l. c.) einleitend übersichtlich zusammengestellt und dann 1908 (vgl. l. c) zu dem großen saprob-ökologischen System ausgebaut wurden. Es scheinen die vielseitigen Beobachtungen dieser Autoren — und die Versuche im Laboratorium scheinen immer mehr dieselben durchaus zu bestätigen — darin übereinzustimmen, dass die organische Ernährung, wenn auch nicht für das Leben einer Reihe autotropher Grünorganismen unentbehrlich, so doch für die *Hochproduktion* derselben durchaus notwendig ist. Und in der Natur sind selbstverständlich die großen Formationsbildner die am meisten bedeutungsvollen.

In der systematischen Literatur über Algen finden sich ferner bisweilen sehr wertvolle, aber leider den Biologen wenig bekannte, ökologische Beobachtungen, deren Auffinden bisweilen ebenso interessant ist wie die Arbeit damit meistens überaus zeitraubend. Von derartigen will ich indessen hier nur auf eine meines Erachtens

4) Ein vollständiges Verzeichnis der betreffenden Literatur (und zwar sowohl aus den Gebieten der Ökologie wie der Laboratoriumsphysiologie) werde ich später nebst kritischen Bemerkungen publizieren. Hier weise ich indessen nur auf einige für hier in Rede stehende Fragen besonders interessante Arbeiten hin.

5) Es ist von Interesse, zu sehen, dass schon Bokorny eine Sedimentationsmethode bei Untersuchungen über die Algen des fließenden Wassers angewendet hat. Vgl. l. c. p. 38.

ebenso interessante wie bedeutungsvolle Beobachtung Wille's hinweisen, die ich auch als Vergleichungspunkt mit meinen eigenen später zu besprechenden Untersuchungen besonders schätze. Es handelt sich in dem angeführten Fall um eine grüne, von verschiedenen *Chlamydomonas*-Formen verursachte Vegetationsfärbung, die Wille „in Felsenritzen ... an den Stellen ringsum die Stadt (Aalesund an der Westküste Norwegens), wo Klippfisch zum Trocknen hingelegt wird", im Jahre 1902 beobachtete. Betreffs der chemischen Verhältnisse dieser interessanten Kleingewässer gibt Wille diese sehr wertvollen Mitteilungen (l. c. p. 89—90): „Laut gütiger Mitteilung des Herrn Dr. S. Schmidt-Nielsen enthält das Waschwasser von Klippfisch ziemlich große Mengen von Amiden und den Amidosäuren nahestehender Stoffe, während Xanthinbasen fehlen und die Menge des Eiweißstoffes im günstigsten Falle vielleicht nur ein Fünftel der Total-Stickstoffmenge enthält; es muss demnach zweifellos der Reichtum an Amiden sein, der die eigentümliche Algenvegetation in diesen Wasserpfützen bedingt."

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Beobachtungen aus den Jahren 1912 und 1913 über. Ein leitender Gedanke bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen war zuerst (1912), die Bedeutung von *Trachelomonas volvocina* als Formationsbildner in den Teichen Anebodas näher zu analysieren, um meine Darstellung von dem Jahre 1911 (vgl. l. c.) kritisch zu prüfen, eventuell auch bestätigen zu können. Bei dieser Arbeit hatte ich selbstverständlich auch gute Gelegenheit, die übrigen Formationsmitglieder des dortigen Teichnannoplanktons kennen zu lernen: teils in zahlreichen Zentrifugresten, teils — und zwar unter bedeutend natürlicheren Verhältnissen — beim Arbeiten mit der ccm-Planktonkammer[6]). Zuerst

6) Ich benutze stets die Planktonkammer nach Kolkwitz. Eine ccm-Kammer anderer Konstruktion ist — nach anderen Prinzipien — in Gebrauch bei den Arbeiten der Illinois-Station. Hierüber vgl. Kofoid (1904), Forbes und Richardson (1913).

Die ccm-Methode nach Kolkwitz — im Jahre 1906 begründet, aber erst seit 1911 (s. l. c. 1911) allgemeiner in der Forschung eingeführt — ist bisher hauptsächlich nur von Kolkwitz angewendet.

Selbst bediene ich mich der Methode seit dem Jahre 1912 und schätze dieselbe besonders wegen der dadurch ermöglichten natürlichen Darstellung der ccm-Formationen der Gewässer, die besonders bei höheren Produktionen mit großer Übersichtlichkeit zu überblicken sind. Selbstverständlich kann indessen eine Methode dieser originalen Natur nicht unmittelbar als endgültig durchgearbeitet erscheinen; und in der Tat hat es sich auch bei meinen d. J. vorgenommenen rein technischen und methodologischen Versuchen gezeigt, dass auch Verhältnisse, die bei der Auszählung einiger Gesichtsfelder nicht störend einwirken, doch bisweilen die endgültige Berechnung mehr oder weniger beeinflussen. Deshalb sind auch einige Korrektionen einiger meiner früher publizierten Zahlen nötig. Ich beabsichtige, dieselben in Zusammenhang mit einer Darstellung der Technik der ccm-Methode später mitzuteilen. Demgemäß arbeite ich indessen in der hier vorliegenden Mitteilung — vorläufig — nur mit ungefähren Zahlenangaben.

gebe ich nun eine allgemeine Darstellung der Natur- und Kulturformationen des Nannoplanktons und füge sodann hierzu als Belege einige Abrisse meiner speziellen Beobachtungen.

Das Naturnannoplankton ist in den Moorteichen zu Aneboda im allgemeinen ziemlich arm: in jedem ccm nur einige nackte Kleinflagellaten (z. B. *Chrysomonaden*) oder auch (besonders nach Zufuhr von Regenwasser aus den Wäldern der umgebenden Höhen) eine etwas gesteigerte Produktion derartiger Formen, von deren genauerer Bestimmung ich allerdings größtenteils zurzeit verzichtet habe[7]). Als Gegensatz zu diesem Naturnannoplankton tritt indessen in den Futterteichen — und zwar handelt es sich hierbei hauptsächlich um Fischmehl als einem integrierenden Bestandteil des Gesamtfutters — das Kulturnannoplankton auf. Zur ernährungs-physiologischen Charakteristik desselben lässt sich folgendes anführen: Beim Beginn der Fütterung (d. h. auch am Anfang des Sommers) beginnen einige sonst in den Teichen sehr seltene und dem Naturnannoplankton (pro ccm)[8]) durchaus fehlende, gewiss etwas mehr anspruchsvolle Formen — wie z. B. einige *Glenodinium*-Arten — das ccm-Formationsbild zu charakterisieren: überhaupt gibt die ccm-Formation nunmehr das Bild eines guten Wassers der oligosaproben Region, das sich während einiger Zeit mehr quantitativ (bis zu Tausenden von Organismen pro ccm) als qualitativ weiter ausbaut. Setzt indessen die Fütterung weiter fort (und stagniert das Wasser wie früher), so beginnen auch schwach mesosaprobe Elemente sich einzumischen, das β-Mesosaprobilisieren fährt immer mehr fort, die Elemente des anfangs erhöhten oligosaproben Produktionsbildes (gewisse *Glenodinien*, *Dinobryen* u. a.) verschwinden nach und nach, schwach bis ausgeprägt β-mesosaprobe Elemente (*Euglenoide* Formationen mit *Trachelomonas* als bisweilen fast überall zu findendes Charakteristikon) treten mehr und mehr in deren Stelle ein, und am Ende des Sommers bietet das Wasser sogar bisweilen eine typische Biocönose der Zentralregion des β-Mesosaprobions dar [(vgl. z. B. meine Mitteilungen über *Trachelomonas*-(1911) und *Trach.-Chlamydomonas*-Formationen (1913: 1) der Teiche zu Aneboda], aus der es allerdings wegen des Ausbleibens gewisser Elemente des Gesamtbildes sehr deutlich ersichtlich ist, dass die Entwickelung von den Regionen des Oligosaprobions her (und nicht

---

7) Bisweilen finden sich in den Teichen des Naturtypus auch größere ccm-Formationen von Dinobryon; aber im allgemeinen scheint derartiges selten zu sein. Dagegen sind Dinobryen gemeine Formen gewisser Futterteichen im Anfang des Sommers.

Man könnte den Naturtypus auch negativ charakterisieren und zwar durch den völligen Mangel der Kulturformen (vgl. unten) in der ccm-Formation desselben. Die Formen des Nannoplanktons des Naturtypus werde ich später eingehend untersuchen.

von dem Polysaprobion) durchgemacht ist. Da aber bietet oft das Wasser schon seit Wochen her die scharfe Vegetationsfärbung, diesen Indikator der Überproduktion, dar, das Nannoplanktonleben arbeitet hier mit einer übernormalen Vitalität nur aufwärts und wieder aufwärts. Überall finden sich nunmehr ausgeprägt β-mesosaprobe Formen (die ccm-Produktionen sind zu Tausende und darüber gestiegen) in die ccm-Formation eingemischt. Die zur scharfen Vegetationsfärbung führende typisch β-mesosaprobe Formation (mit einer Produktion von Zehn- bis zu Hunderttausenden pro ccm) tritt indessen nur vereinzelt auf.

Nachdem indessen das Wasser beim Abfischen im Herbst abgelassen worden, und der Teich den Winter über trocken gelegen ist, dann scheinen auch alle diese Wirkungen der Fütterung durchaus wegzufallen: eine Nachwirkung — weder der geringeren Anreicherung noch sogar des ausgeprägten β-Mesosaprobilisierens — von Sommer zu Sommer habe ich noch im großen niemals gefunden. Das Wasser scheint demnach allein die angereicherte Region gewesen zu sein, und nach dem Ablassen desselben und nach dem winterlichen Trockenlegen des Teiches sind auch die guten oder sogar übernormal gesteigerten Produktionsverhältnisse des Nannoplanktons verloren gegangen, und das Produktionsbild geht zu dem armen Naturtypus des Oberflächenwassers der Moorgegenden wieder zurück.

Zu diesen von mir 1912 und 1913 wiederholt geprüften und bestätigten Ausführungen allgemeinen Inhalts will ich nun einige spezielle Erfahrungen aus den Jahren 1912 und 1913 als Beispiele und nähere Belege anführen[9]).

Zuerst etwas über die verschiedene Einwirkung des Futters auf das wasserchemische Milieu. Wie ich es oben schon mehrmals angeführt habe, dürfte es sich meines Erachtens hier überall fast nur um den Einfluss des *Fischmehls* handeln; mangelt dieser Bestandteil des Futters, dann lässt sich zwar eine Produktionssteigerung (in Teichen, wo mit anderem Futtermittel gefüttert wird) in

8) Nach dem Vorgang von Kolkwitz verwende ich hier den *Kubikzentimeter* als grundlegende Einheit, und es ist demgemäß — wasserchemisch gesehen — durchaus ohne Bedeutung, ob z. B. Formen, die mit Tausenden pro ccm die ccm-Formation des Kulturtypus charakterisieren, sich erst pro 1 oder cbm Wasser des Naturtypus überhaupt auffinden lassen. Auch das ärmste Wasser kann β-mesosaprobe Formen räumen; allein es ist eine Frage von dem Mengenverhältnisse, und was der Kulturtypus z. B. als Organismus pro cbmm darbietet, kann bisweilen gewissermaßen nicht das 1000000fache Wasserquantum des Naturtypus aufweisen. Zur Grundlage meiner allgemeinen Ausführungen liegen demgemäß quantitative Analysen und Betrachtungen, die indessen bis jetzt nur zum kleinsten Teil veröffentlicht sind.

9) Dem Herrn Mag. Phil. Harald Nordqvist bin ich zu großem Dank verpflichtet für wertvolle Mitteilungen über die von ihm geleiteten Fütterungsversuche. Dank gebührt auch dem Fischmeister J. Sörensen für gute Mitarbeit in der Praxis.

Vergleich mit dem Nannoplankton des Naturtypus und zwar bisweilen auch in Richtung eines schwachen β-Mesosaprobilisierens konstatieren (Vorkommen von *Trachelomonas* in der ccm-Formation). Die große Produktion (Tausend und mehr pro ccm) hingegen scheint immer von Zufuhr von Fischmehl (das auch von den Fischen sehr gern gefressen wird) abhängig zu sein[10]; um ein Beispiel anzuführen, weise ich auf die Nannoplankton-Produktionen des Stenfälleteiches X 1911 [(Fischmehl-Lupinenfütterung[11]): langdauernde vegetationsfärbende *Trachelomonas*-Formation und 1912 (Fütterung mit Erdnusskuchen[12]): spärliche Produktion an Nannoplankton, doch mit etwas *Trachelomonas* und demgemäß besser als in den Teichen des Naturtypus möglich] hin. Näheres hierüber in meinen Publikationen 1911, 1913: 1 (s. Literaturverzeichnis).

Was das Naturnannoplankton betrifft, so geht es aus den Untersuchungen des Jahres 1912 deutlich hervor, dass dasselbe ebenso arm — d. h. die typische Naturformation (ohne irgendwelche β-Mesosaprobionten in der ccm-Biocönose) durchaus darbietend — in auf Kiesboden neu angelegten Teichen (z. B. die Versuchsteiche aus dem Jahre 1912) wie in älteren auf Sphagnumtorfboden liegenden (z. B. der Teich „Övre Hållsdamm") ist. Als charakteristischer Kulturnannoplanktont der Teiche ist indessen fast durchweg *Trachelomonas volvocina* anzuführen, die sich allerdings schon beim Beginn der Fütterung höher entwickelt als in eigentlichem Naturnannoplankton möglich (Eintreten als ccm-Formationsbildner!), aber erst bei einer mehr ausgeprägten β-Mesosaprobilität die höheren Produktionen erreicht. Diese Form war in den Futterteichen 1912 und 1913 fast überall verbreitet, ein auffälliges Charakteristikon der Kulturformationen darstellend und das ccm-Formationsbild mehr oder weniger dominierend, fehlte hingegen durchaus in der ccm-Formation der Teiche des Naturtypus. Hierdurch sind meine Ausführungen aus dem Jahre 1911 (vgl. l. c.) durchaus bestätigt.

Andere Nannoplanktonten, die sich nur — und zwar erst nachdem die Fischmehlzufuhr längere Zeit stattgefunden hat — in Futterteichen hoch entwickeln (in den Teichen des Naturtypus pro

---

10) Im Zusammenhang mit den im Sommer 1912 vorgenommenen Düngungsversuchen mit gewissen Mineralsalzen habe ich auch das Wasser dieser Versuchsteiche vor und nach der Düngung nannoplanktonbiologisch untersucht, ohne doch daraus etwas sicheres ermitteln zu können. Selbstverständlich mangelten indessen alle Mitglieder der von mir als Kulturformation bezeichneten schwach β-mesosaproben Biocönose der Futterteiche.

11) Fischmehl 50%,
Lupinen 50% (Stenfälle X = 0,355 ha).

12) Erdnusskuchen 98,5%,
Fischmehl 0,5% u. s. w.

ccm durchaus fehlend)[13]) und deren Zugehörigkeit bei ihrer Maximalproduktion an die Kulturformation ich z. T. als endgültig erwiesen betrachte, sind die folgenden[14]). Betreffs deren Ökologie bemerke ich, dass ich dieselbe bei Aneboda näher zu untersuchen beabsichtige; spezielle Publikationen über einige derselben sind in Vorbereitung.

Ankistrodesmus falcatus var. *acicularis* A. Br. G. S. West.

Nur einmal (Stenfälle VIII, 1912; Fischmehlfütterung und ausgeprägt β-mesosaprobilisiertes Milieu) gefunden; aber da in Hochproduktion, das Wasser zusammen mit anderen *Chlorophyceen* dunkelgrün trübend. (Demgemäß eine Art der unscharfen Vegetationsfärbung.)

Chlamydomonas spec. (Verschiedene Formen des sphärischen Bautypus.)

Verbreitet und dazu bisweilen Kolossalproduktionen (bis Hunderttausende pro ccm) darbietend. Vgl. Naumann, 1913: 1.

Chrysococcus porifer Lemm. ined.

Wurde im Jahre 1912 im Botan. Garten der Universität Lund entdeckt (Naumann, 1913: 2) und einige Wochen später in einer eine braune Vegetationsfärbung verursachenden Hochproduktion in einem Futterteiche (Stenfälle VIII) zu Aneboda wiedergefunden.

Dictyosphaerium pulchellum Woolle.

Gar nicht so ausgeprägt β-mesosaprob wie viele andere Mitglieder der Kulturformationen der Futterteiche. Ist indessen eine häufige Charakterform der ccm-Formationen der Futterteiche.

---

13) Eine Ausnahme macht *Dictyosphaerium*, das auch in den ccm-Formationen derartiger Teiche (ohne Fütterung), die auf besserem Boden (nicht Sphagnum-Torf!) angelegt sind, zu finden ist.

14) Dem Herrn Dr. E. Lemmermann in Bremen bin ich für mehrere Bestimmungen zu großem Dank verpflichtet. In einer folgenden seiner Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen dürfte Dr. Lemmermann auch einige Spezieslisten über Material aus Aneboda erscheinen lassen. Diese Listen sind z. T. sehr reich (das Material war durch Sedimentieren des Wassers einiger Futterteiche [Stenfälle VIII 26/7, 7/8 1912; Övre Sågdammen /9, 1913; Versuchsteich VI /9, 1913] gewonnen); indessen habe ich selbst in diesem Aufsatz nur eine geringe Anzahl von Arten angeführt. Als die ökologische Motivierung hierfür will ich nur anführen, dass ich bis jetzt immer das Hauptgewicht bei der biolog. Analysis derartigen Formen zuteile, die durch ein allgemeines Vorkommen (von Hunderte aufwärts pro ccm) gewiss am meisten bedeutend sein dürften, und deren ökologische Charakteristik eben infolge Neigens zu Hochproduktionen am sichersten zu geben ist. In diesen beiden Beziehungen ist alles, was „vereinzelt" auftritt, meines Erachtens bis jetzt von einem geringeren ökologischen Interesse.

Je nachdem unsere Methoden vervollständigt und verbessert werden und demgemäß auch unsere Ergebnisse mit um so größerer Sicherheit geprüft werden können, beabsichtige ich indessen auch derartige Formen in meine Untersuchungen einzuziehen.

Die Beobachtungen aus dem Jahre 1913 haben durchaus die auf den vorigen Seiten skizzierten Auffassungen ebenso wie die mitgeteilten Beispiele aus dem Jahre 1912 bestätigt: durchweg scheint nur die Fischmehlzufuhr die Hochproduktion zu begünstigen; die Fütterung mit anderem Futtermittel erhöht zwar die Produktion etwas über das ausgeprägte Minimum des Naturtypus (Eintreten der Euglenoiden ccm-Formation!), ermöglicht doch niemals die qualitativ wie quantitativ bemerkenswerte Hochproduktionen der Fischmehl-Futterteiche. Ist aber der Besatz groß und wird das mit Fischmehl gemischte Futter durchaus und schnell aufgefressen (was allerdings nur selten der Fall zu sein scheint), dann zeigt sich auch in diesen Fischmehlfutterteichen eine verhältnismäßig geringe Produktion, die zwar qualitativ anders gestaltet ist als die Naturproduktion (Vorhandensein β-mesosaprober Elemente wie z. B. *Trachelomonas* in dem ccm-Formationsbild) und ungefähr mit der Nannoplankton-Produktion derartiger Teiche, wo mit Futtermitteln anderer Art gefüttert wird, zu vergleichen ist: je mehr Fischmehl dem Wasser zugeführt worden, desto höher steigt demnach die Produktion an Nannoplankton, und umgekehrt. Als Beispiel dieser doch erst im Jahre 1913 mit Sicherheit nachgewiesenen Verhältnisse mag ganz besonders der Stenfälleteich VII aus dem Jahre 1912 (Fischmehlfütterung[15])) angeführt werden, wo das Futter fast durchaus aufgefressen wurde und wo die Produktion ein für Fischmehl-Futterteiche uns damals sehr auffallendes Minimum darstellte. (Nur *Trachelomonas* als Kulturform aber pro ccm selten.)

Ein überaus interessantes und für meine hier dargelegten Auffassungen sehr belehrendes Beispiel zeigt der Stenfälleteich VIII des Jahres 1913 (keine Fütterung): hier hatten im Jahre 1912 (Fischmehlfütterung![16])) die Kolossalproduktionen (aus *Chrysococcus porifer* und *Ankistrodesmus*) sich erst während des ersten Teils des Sommers in rascher Folge abgespielt[17]), um nach dem Ende des Sommers sich zu einer großen (im allgemeinen um etwa 2 à 300000 pro ccm) und beständigen, vegetationsfärbenden Reinproduktion aus *Trachelomonas volvocina* und *Chlamydomonas* sp. zu stabilisieren. Niemals nach dem Beginnen der Fischmehlfütterung 1912 erschien das Wasser des Teiches klar und durchsichtig, sondern immer und immer grünlich oder bräunlich getrübt und schließlich ausgesprochen grün vegetationsgefärbt. Im Sommer 1913 dagegen — keine Fütte-

15) Mais 70,4 %,
Fischmehl 28,5 % u. s. w. (Stenfälle VII = 0,057 ha).

16) Lupinen 58,6 %,
Fischmehl 40,1 % u. s. w. (Stenfälle VIII = 0,082 ha).

17) Näheres hierüber in der Publikation: „Nannoplanktonformationen eines Futterteiches (Stenfälle VIII, 1912) zu Aneboda," die als eine folgende Mitteilung der Biolog. Station erscheinen wird.

rung: die Planktonproduktion das Bild des armen Naturtypus darbietend, und das Wasser klarbraun wie immer das normale Naturwasser dieser Hochmoorgegenden.

Als wesentliche Mitglieder der Kulturformationen 1913 sind die folgenden Formen anzuführen. Mit Ausnahme von *Dictyosphaerium* mangeln sie durchaus in den ccm-Formationen des Naturtypus und treten als Elemente der ccm-Formation erst auf, wenn die Fütterung eine Zeit (mindestens einige Wochen) angehalten hat; bei ihrer Hochproduktion sind sie demgemäß ausgeprägte β-Mesosaprobionten.

Coccomonas subtriangularis Lemm. ined.

Zum ersten Male dieses Sommers in einem Futterteiche (Versuchsteich VI, Fischmehlfütterung) zu Aneboda aufgefunden.

Chrysococcus porifer Lemm. ined.

Beginnt sich zu verallgemeinern. Produktionen zu Zehntausenden pro ccm nicht selten.

Dictyosphaerium pulchellum Woolle.

Beginnt sich ebenfalls sehr zu verallgemeinern. Stellt ein sehr typisches Mitglied der ccm-Formation gewisser Futterteiche dar.

Trachelomonas volvocina Ehrenb.

Verbreitet, aber niemals d. J. bei Aneboda in den größten Produktionen gefunden. Das ccm-Maximum dürfte indessen sehr hoch liegen. (Vgl. Naumann, 1913: 2.)

Versuche ich hiernach die Kulturformationen des Nannoplanktons der Anebodaer Futterteiche ganz allgemein im kurzen systematisch zu charakterisieren, so muss erstens die bisher verhältnismäßig geringe Anzahl der Charakterformen hervorgehoben werden: es dürfte bis jetzt nicht 10 der dortigen Nannoplanktonten geben, die überhaupt die Hochproduktionen der Futterteiche (Tausend pro ccm und mehr) erreichen können. Die wichtigsten Vertreter der Kulminanten wurden oben aufgezählt. Außer diesen Charakterformen in erster Hand, welche auch die hauptsächlichen Formationsbildner der Futterteiche (und zwar bei Produktionen von einige hunderte bis zu zehntausend und aufwärts pro ccm) ausmachen, ist weiter eine Reihe mehr spärlich vorkommender Formen anzuführen, deren Produktionshöhe bis jetzt im allgemeinen nicht über hundert pro ccm gelegen ist, und deren wesentliche Bedeutung bis jetzt weniger als selbständige Formationsbildner als Beimengungen in der von den Charakterformen zum größten Teil gebildeten größeren ccm-Formationen zu betrachten sind. Als Bei-

18) Betreffs deren ökologische und z. T. auch physiologische Verhältnisse sind spezielle Publikationen in Vorbereitung.

spiele davon seien genannt: Verschiedene *Trachelomonas*-Formen (außer *Tr. volvocina*; vgl. oben), *Euglenen*[19]) und *Phacus*-Arten; einige *Peridineen*[20]) u. a. m. Die Bedeutung dieser Formen ist indessen — ökologisch gesehen — mehrenteils noch eine geringe; denn es ist jedenfalls bisweilen bei gewissen Mischformationen von geringerem Interesse, ob sich z. B. pro ccm einige hunderte (oder weniger) Organismen einer Reinformation von mehreren tausenden beimischen. Beim Beurteilen der wasserchemischen Bedeutung der Nannoplanktonproduktionen muss man meines Erachtens in erster Hand auf die *relativen Zahlenverhältnisse* genau achten. Mit Rücksicht hierauf erwähne ich in diesem Zusammenhange vorläufig gar nicht alle diese „vereinzelten" Formen, die bisweilen kaum einmal als Einzelproduktionen pro ccm sich entfalten und deren wasserchemische — d. h. hier auch ökologische — Bedeutung demgemäß eine noch geringere ist.

Ich gebe somit diese vorläufige Zusammenstellung der Phytoplanktonverhältnisse der Anebodaer Teiche.

Netzplankton im allgemeinen sehr arm; typische Vertreter des Limnoplanktons fehlen fast durchaus. (Ausnahme u. a.: das bisweilen reichliche Vorkommen von *Dinobryon*.)

Ein Netzplankton aus Kulturformen fehlt; die Kulturformation ist bis jetzt nur auf Nannoplanktonproduktion eingerichtet gewesen.

Nannoplankton in den Futterteichen qualitativ aber noch mehr quantitativ reichlich vertreten; und zwar sind die folgenden Gruppen bis jetzt wie folgt repräsentiert.

Cyanophyceen[21]) fehlen durchaus.

---

19) Besonders auffallend ist das geringe Vorkommen der grünen *Euglenen* in den Futterteichen Anebodas. Die sonst wohlbekannte *Euglenen*-Ergrünung der Wasserflächen ist noch eine der negativen Charakterzüge in der teichbiologischen Physiognomie dieser Gegend; und auch als Mitglieder der ccm-Formationen sind diese Formen bis jetzt von nur geringer Bedeutung.

Dagegen sind die durch *Euglena sanguinea* Ehrenb. verursachten roten Streifen der ruhigen Wasserflächen ein nunmehr wohlbekanntes Charakteristikon gewisser Teiche zur Zeit der sonnigen Tage des Sommers und Herbsts.

20) Eine Ausnahme machen allerdings schon gewisse *Glenodinien*, die sich bereits aber selten in Produktionen von tausend pro ccm entfaltet haben und welchen demgemäß ein größeres ökologisches Interesse zugemessen werden dürfte.

21) Das Fehlen der gewöhnlichen Plankton-*Cyanophyceen* — sowie der „limnetischen" Planktonalgen überhaupt — ist ein sehr auffälliges Charakteristikon des helophilen Planktontypus dieser Gegend. Ganz besonders interessant scheint mir das bisherige Fehlen der wasserblütenbildenden *Cyanophyceen*; denn die Teiche zu Aneboda bieten ja der ungleich gestalteten Fütterung wegen — ernährungsphysiologisch gesehen — ein vielseitig durchgearbeitetes und von Teich zu Teich wechselndes Milieu — von den Zentralregionen des /'-Mesosaprobions über die guten Zonen des Oligosaprobions bis zu den Armen der Moorteiche hin. Kolkwitz hat — in einer Arbeit (vgl. l. c. 1914), deren sofortige Kenntnis ich der Güte des Autors verdanke —

Diatomeen ebenso.

Chlorophyceen sind im großen und ganzen pro ccm verhältnismäßig spärlich vertreten; aber was sich überhaupt pro ccm findet, steigt oft zu den großen Kolossalproduktionen hinauf: *Dictyosphaerium*, *Chlamydomonas*. — *Ankistrodesmus* und *Coccomonas* sind bis jetzt nur je einmal (1912 resp. 1913) beobachtet.

Flagellaten sind qualitativ reichlich vertreten und geben durch *Trachelomonas*-Arten den Formationen sehr oft den Grundcharakter. *Chrysococcus* scheint immer mehr eine Charakterform gewisser Futterteiche zu werden. Außer den Formen, die die größten Produktionen hauptsächlich ausmachen (vgl. oben S. 587), kommen noch einige mehr spärlich vor (vgl. oben S. 585), die bisweilen sehr charakteristische Beimischungen der ccm-Formationen des Kulturtypus darstellen: die Bedeutung dieser Flagellaten-Formen für die Physiognomie der ccm-Formationen ist demgemäß größer als die der entsprechenden Chlorophyceen.

Von *Peridineen* beginnen erst jetzt die *Glenodinien* sich höher zu entwickeln.

Somit sind die Kulturformationen der Teiche zu Aneboda ganz besonders durch die *Flagellaten* — und zwar zum großen Teil durch *Trachelomonas*-Formen — charakterisiert; oder auch geben *Dictyosphaerium*-Kolonien (häufig im Zusammenleben mit *Glenodinium*-Arten, verschiedener *Trachelomonas*-Formen oder — zwar in geringem Maße — mit *Phacus*-Arten) dem Formationsbild ihren Charakter. Im großen und ganzen sind es stets dieselben Formen (vgl. die Artenlisten oben), die immer wieder — zwar in wechselnden Mengen und Kombinationen — auftreten; aber jedes Jahr, das vergeht, lassen sich (vgl. die Artenlisten) auch einige neue Formen erkennen, und die früher sehr vereinzelt auftretenden beginnen zum Teil eine gewisse Bedeutung als ccm-Formations-

---

die Vermutung ausgesprochen, dass die *Schizophyceen*-Wasserblüten ein Merkmal der Überproduktion bei der Mineralisation nahestehender Gewässer darstellen; ein Charakteristikon des β-Mesosaprobions sollen sie nicht sein. Es wäre wohl demgemäß vorauszusetzen, dass, wenn derartige Formen überhaupt in den Teichen Anebodas auftreten, sie dann auch das Milieu der am meisten β-mesosaprobilisierten Futterteiche — dieses so sehr typische Lebenselement der Flagellaten und Grünalgen in sommerlicher Hochproduktion — meiden sollten, nur z. B. beim Beginn oder Ende der Fütterung (= Übergangszeit zu guter Oligosaprobilität) einige Maxima bisweilen darstellend. Sie fehlen indessen bis jetzt durchaus überall in den Teichen. Ich habe hierauf schon früher 1911 (l. c. p. 258) hingewiesen und auch die Vermutung ausgesprochen, dass wir es hier mit Fragen betreffs den Verbreitungsverhältnissen zu tun haben.

Überhaupt bin ich der Ansicht, dass hierdurch die Verbreitung der eigentlichen Limnoplanktonten in alter Meinung (d. h. Netzplanktonten) zum allergrößten Teil bedingt wird, während für das Nannoplankton im großen und ganzen wohl hauptsächlich die bio-chemischen Milieufaktoren hierbei ausschlaggebend sein dürften. Vgl. Lauterborn, l. c. 1910.

bildner zu gewinnen (so z. B. die *Peridineen*, die anfangs sehr selten waren, nunmehr aber — durch *Glenodinien* repräsentiert — eine gewisse Entfaltung darbieten). Es scheint daher wahrscheinlich, dass die Kulturformationen des Teichnannoplanktons zu Aneboda mit der Zeit sich weiter ausbauen werden[22]), teils mit Rücksicht auf die Zahl der dominierenden Formen und teils betreffs der quantitativen Bedeutung für die ccm-Formation der verschiedenen bis jetzt pro ccm nur als mehr oder weniger vereinzelt zu bezeichnenden Formen.

Im Sommer 1913 habe ich — dabei von dem Fischmeister Jesper Sörensen sehr wirksam unterstützt — es auch versucht, meine ökologischen Beobachtungen experimentell zu prüfen und zwar in der freien Natur unter Verwendung ganzer Teiche als Versuchskulturen. Hierbei ist es auch gelungen, den Naturtypus durch den Einfluss von Fischmehlzufuhr in einen sehr ausgeprägten Kulturtypus überzuführen, dessen schwach bis ausgeprägt β-mesosaprobe Formationen ich so auch quantitativ durch Veränderungen der Fischmehlzufuhr reguliert haben. Vermittelst derartiger Methoden ist es auch gelungen, ganze Planktonformationen mit sonst in der Gegend sehr seltenen β-Mesosaprobionten aus einem Teiche in einen anderen zu versetzen u. s. w. Ich beabsichtige, diese Versuche weiter zu führen und werde später darüber ausführlicher berichten.

Auch in anderen Hinsichten ist es meine Absicht, die in dieser vorläufigen und orientierenden Mitteilung kurz skizzierten Probleme nach Möglichkeit und Kräften weiter auszubauen und zu erweitern. Ganz besonders betreffend den speziellen Grad des β-Mesosaprobilisierens, das für die Maximalproduktionen der betreffenden Formen eine *conditio sine qua non* darstellt, beabsichtige ich, meine Untersuchungen weiterzuführen; ferner über die wasserchemischen Verhältnisse bei steigender Produktion von Nannoplankton und — was mir besonders bedeutungsvoll scheint — über die Bedeutung für die Praxis der Teichwirtschaft dieser vorher kaum im voraus zu berechnenden Organismenentwickelungen, die bei ihrer Hochproduktion unseren Teichen die scharfe Vegetationsfärbung in wohlbekannten Nuancen mitteilen.

Lund, April 1914.

---

22) Die Teiche wurden in den Jahren 1906—1912 angelegt; die Fischmehlfütterung begann erst — vorläufig — 1911 in zwei Teichen, wonach im Jahre 1912 große Fütterungsversuche zum ersten Male bei der Station angeführt wurden (und zwar in 9 Teichen); ausführliche Berichte hierüber sind in den Schriften des Fischereivereins für Südschweden (Lund 1912, Carlskrona 1913) erschienen.

Es ist mir demgemäß möglich gewesen, die ersten Anfänge von Kulturformationen in verhältnismäßig neu angelegten Teichen zum ersten Male aufblühen sehen zu können.

Angeführte Literatur.

Bokorny, Th., Über die organische Ernährung grüner Pflanzen und ihre Bedeutung in der Natur. — Biolog. Centralbl., XVII. Bd., Leipzig 1897.

Forbes, S. A. und Richardson, R. E., Studies on the Biology of the upper Illinois River. — Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History. IX. Urbana 1913.

Kofoid, C. A., The Plankton of the Illinois River 1894—1899. Part. II. — Ibid. 1908.

Kolkwitz, R., Die Beziehungen des Kleinplanktons zum Chemismus der Gewässer. Mitt. aus der Königl. Prüfungsanstalt für Wasserversorgung und Abwässerbeseitigung. H. 14. — Berlin 1911.

— Über Wasserblüten. — Bot. Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte u. s. w. Festband für A. Engler. Leipzig und Berlin 1914.

— und Marsson, M., Grundsätze für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna. — Mitt. aus der Kgl. Prüfungsanstalt für Wasserversorgung etc. H. 1. — Berlin 1902.

— und Marsson, M., Ökologie der pflanzlichen Saprobien. — Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Berlin 1908.

Lauterborn, R., Die Vegetation des Oberrheins. — Verh. des naturhistor.-mediz. Vereins zu Heidelberg. N. F. X. Bd. 4. Heft. Heidelberg 1910.

Lohmann, H., Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben im lebenden Zustande. — Leipzig 1911.

Naumann, E., Om en av Trachelomonas volvocina Ehrenb. förorsakad vegetationsfärgning. — Botaniska Notiser. Lund 1911. (Eine Vegetationsfärbung durch Trachelomonas volvocina. Schwedisch mit deutschem Resumé.)

— (1913: 1), Über die Ursachen einer braunen Färbung des Wassers in einem Teiche der Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden. — Int. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig 1913.

— (1913: 2), Bidrag till kännedomen om vegetationsfärgningar i sötvatten. III. En avsevärd produktion av Trachelomonas volvocina Ehrenb. — Botaniska Notiser. Lund 1913. (Eine Massenproduktion der Trachelomonas volvocina. Schwedisch mit deutschem Resumé.)

Richter, Oswald, Die Ernährung der Algen. — Leipzig 1911.

Wille, N., Algologische Notizen. IX. Über eine neue Art der Gattung Carteria Diesing. — Nyt Magazin f. Naturvidenskab. Bd. 41. H. 1. Kristiania 1903.

Die rechnenden Pferde.

Eine Kritik insbesondere der K. C. Schneider'schen Auffassung.

Von Prof. Dr. Christoph Schröder, Berlin.

Herr Prof. Dr. Karl Camillo Schneider (Wien) hat in einer Kritik der Rechenleistungen der „Elberfelder denkenden Pferde“ (1) S. 170—179, Bd. 33, 1913 dieser Zeitschrift) auf wesentlich metaphysischer Grundlage eine Anschauung entwickelt, welche die m. E. gänzlich unerwiesene Behauptung der Rechenfähigkeit der Pferde zur Voraussetzung macht und von ihr zur Folgerung eines von der Erfahrung völlig unabhängigen, angeborenen, „mathematischen Talentes“ bei den (Menschen wie) Pferden

schreitet. Voraussetzung wie Folgerung, beide an sich, erachte ich für durchaus unhaltbar.

Von der „Deutsch. Naturwiss. Gesellschaft“ (Leipzig) mitte v. Js. zum Mitgliede einer Kommission designiert, die, auf eine Anregung Max Hilzheimer's hin, zur Nachprüfung der Leistungen der Pferde in Elberfeld arbeiten sollte, habe ich mich wohl oder übel für ein Vorstudium mit der gesamten Literatur über den Gegenstand beschäftigen müssen, welche unter einer Fülle kritikloser Äußerungen leidet.

Nachdem K. Krall, der Besitzer jener Pferde, zwar zunächst dem Gedanken an die Entsendung der Kommission grundsätzlich zugestimmt hatte, wusste er doch stets neue Einwände zu finden, um ihren Arbeitsbeginn zu verzögern. Bis er schließlich, gestärkt auch leider durch Anhänger wissenschaftlichen Rufes, den Mut fand, offen zu erklären, die Leistungen seiner Pferde bedürften keiner Nachprüfung mehr, er lehne die Tätigkeit der Kommission überhaupt ab.

Da H. v. Buttel-Reepen als Mitglied dieser Kommissien gebeten war, auch angenommen hatte, befremdet es mich, dass er erst kürzlich ([2] „Das Problem der Elberfelder Pferde und die Telepathie“. In: „Naturwiss. Wochschr.“, H. 13 v. 29. März '14, S. 193—196) trotz dieser Erfahrung klagt (S. 196 Sp. 2): K. Krall's „besonderer Kummer ist es, dass die Wissenschaft ihn insofern bisher in Stich gelassen hat, als sie alles seinen Schultern aufbürdet“. Da H. v. Buttel-Reepen die Arbeit Stefan v. Máday's ([3] „Die Fähigkeit des Rechnens beim Menschen und beim Tiere“. In: „Zeitschr. f. angew. Psychologie“, Bd. VIII, S. 204—227) unter [2] als benützte Literatur zitiert, konnte ihm eigentlich auch die Mitteilung von Hermann Rothe ([4] „Vom Zahlenbegriffsvermögen des Pferdes“. In: „Die Umschau“, Nr. 36, 1913, S. 744/45) nicht entgangen sein, da St. v. Máday sie auf den Seiten 207—209 wiedergibt. Unverständlich ist es mir daher, wenn H. v. Buttel-Reepen ([2] S. 196) fortfährt: „Vergebens war bisher sein“ (K. Krall's. — Verf.) „Wunsch, dass man an anderer Stelle gleichartige Unterrichtsversuche an Pferden vornähme . . .“

Allerdings, H. Rothe's Ergebnisse mühevoller Versuche reden eine vernichtende Kritik gegenüber den K. Krall'schen Unterrichtswundern!

Und wenn man das eigene Geständnis K. Krall's ([5] „Denkende Tiere“, 521 S., 147 Abb., 8 Taf. Friedrich Engelmann, Leipzig, 1912; S. 83) liest: „Um diese hindernden Einflüsse auszuschließen und eine einwandfreie Beweisführung zu ermöglichen, erschien es mir unerlässlich, Unterrichtsversuche mit eigenen Pferden anzustellen“; wenn man von dieser beabsichtigten Beweisführung einer vorhandenen Anschauung liest, wird man sich auch als schwacher

Psychologe nicht mehr über den gänzlichen Mangel an wissenschaftlich prüfendem Zweifel verwundern, der dem K. Krall'schen Buche eigen ist. Man wird weiter auch verstehen, warum die vorhandenen Zeitschriften auf psychologischem Gebiete nicht zureichten, warum die „Mitteilungen der Gesellschaft für Tierpsychologie" (Bd. I, Stuttgart, 1913) wie die „Tierseele" (Bd. I, Elberfeld, 1913) nur im Interesse einer Popularisierung des Dogmas begründet werden mussten.

K. C. Schneider's Urteil über die Leistungen der Pferde kann ich vielleicht genauer durch seine Worte ([1] S. 179) kennzeichnen: „Betreffs" „des Problems der mathematischen Befähigung" „kommt das aprioristische Moment in erster Linie in Frage. Mathematiker sind wir a priori, unabhängig von aller Erfahrung . . . Es ist nun höchst bemerkenswert, dass durch Entdeckung der mathematischen Veranlagung bei Pferden ein aprioristisches Moment auch als für Tiere gültig erwiesen ... wurde". K. C. Schneider übersieht hierbei zunächst gänzlich, dass sich die behaupteten Leistungen der Pferde keineswegs auf „mathematische" beschränken. So aus K. Krall's Buch (S. 491) als Beispiel einer „selbständigen Folgerung" ein Bericht vom 5. II. '11., Pferd Muhamed: „Die Benennung der Jahreszeiten ist durchgenommen worden. M. (= Muhamed. — Verf.) hat zuletzt *wintr* buchstabiert. ‚Im Winter ist es kalt, was gibt es denn noch im Winter?' *schne.* ‚Was ist denn im Sommer?' *warm.* ‚Was ist denn Schnee?" *nein.* ‚Hast du schon Schnee gegessen?' *i gut* (ja gut. Er meint wahrscheinlich: schmeckt gut). ‚Was denkst du denn, was das ist?' *wasr.* ‚Was kommt denn noch anderes als Schnee von oben?' *regen.* ‚Woher kommt der Regen?' *aus schne.*"

Ich denke, dieses Bruchstück einer weit über Rechenfertigkeit hinausgehenden Gelehrsamkeit wird genügen. Es wird schon danach niemanden mehr überraschen, von K. Krall ([5] S. 239) zu erfahren: „Meine Versuche ... ergaben mit unzweideutiger Klarheit: Die Pferde können sich bis ins einzelne miteinander verständigen, sie unterhalten und belehren sich gegenseitig über das Durchgenommene." Freilich, diese Fähigkeiten scheinen selbst K. Krall's Anhänger mit einem gewissen Grausen erfüllt zu haben. Man hat die Verteidigung des Denkvermögens der Pferde immer mehr auf die Leistungen im Rechnen bezw. im Buchstabieren-Lesen beschränkt. K. Krall's Buch gibt zu dieser Scheidung keinerlei Anlass. Die Deutung allein eines beliebig herausgegriffenen Teiles der Leistungen durch apriorische Fähigkeiten würde schon aus diesem Grunde scheitern müssen; nur eine auch auf die weiteren Unterrichtserfolge übertragbare Erklärung annehmbar sein.

Die Auffassung K. C. Schneider's ist aber auch für die „mathematische" Seite des Problems unschwer zu wider-

legen. An Mathematik finde ich bei K. Krall das Wesentliche unseres Rechenpensums und geringfügige Bruchstücke aus der Algebra und Planimetrie. Nachdem K. Krall die Pferde Muhamed und Zarif am 1. November 1908 erhalten hat, hat M. bereits am 14. Nov. — unter sehr vielem anderen — „das Zählen bis zur Zahl 10, sowie Zuzählen, Abziehen, Malnehmen und Ausrechnen gemischter Aufgaben gelernt“ ([5] S. 448). Trotz gelegentlicher Unterbrechungen des Unterrichts und einer unübersehbaren Fülle fremden Stoffes „rechnet“ M. am 3. März 1909 „mit vier- und fünfstelligen Zahlen“ ([5] S. 451) in allen Rechnungsarten; er löst gesprochene und in Ziffern wie deutsch oder französisch angeschriebene, auch in gedruckten Zahlwörtern gegebene Aufgaben; zugleich beherrscht er das Potenzieren, weiter gemeine und Dezimalbrüche, das „Verwandeln von gewöhnlichen Brüchen in Dezimalbrüche“ (am 7. April 1909; [5] S. 452), Klammeraufgaben (am 17. April 1909), Hauptnennersuchen, Regeldetri und beginnt am 11. Mai 1909 das Radizieren. Demgegenüber lernt ein Menschenkind im ersten vollen Schuljahre die vier Grundrechnungsarten innerhalb des Zahlenkreises 1 bis 20!

Aus dem Buchstabenrechnen: Schon nach 40 Unterrichtstagen zu je 2 Stunden für die verschiedenartigsten Gegenstände, am 30. Dezember 1908, erfährt M. eine „Vorübung für das Rechnen mit einer unbekannten Zahl: $\left|\begin{matrix}2\times 5=10\\10-\ \ =10\end{matrix}\right|$ $\left|\begin{matrix}2\times 6=12\\10+\ \ =12\end{matrix}\right|$ (an die Tafel geschrieben. — Verf.). Nach kurzer Unterweisung gibt er (bei neuen Aufgaben) die fehlende Zahl richtig an“ ([5] S. 540). Diese je zwei Gleichungen, mit denen K. Krall dem Rosse das Verständnis für das Berechnen einer Unbekannten beigebracht zu haben wähnt, stellen in einer derartigen Beziehung baren Unsinn dar. Im allgemeinen sind die „Niederschriften“ sonst besser gefeilt, und es ist nicht weiter auffallend, dass K. Krall den M. trotz alledem auf den Seiten 120/121 schnell zur Lösung von Aufgaben wie $\left|x\cdot 18=1350\right|$ R 75 $\left|\sqrt{49}+x=16\right|$ R 9 $\left|\sqrt{x}+12=18\right|$ R 36 zu fördern versteht.

Aus der Planimetrie: Zu dieser berichtet K. Krall nur über den W. v. Osten'schen „Klugen Hans“, der nach dem Tode seines Besitzers auf ersteren vererbt war. Die Leistungen betreffen (nach den Seiten 61—63 [5]) nur rechte, spitze und stumpfe Winkel wie die bezüglichen Dreiecke. Als Probe aus der Unterweisung möge folgendes Bruchstück ([5] S. 62) dienen: „Du (Hans. — Verf.) hast uns ja schon gesagt, dass dies ein rechtwinkliges Dreieck ist Die Seiten, die den rechten Winkel einschließen, heißen „Anliegende“; diejenige Seite, die dem rechten Winkel gegenübersteht — sieh mal (vor das Pferd tretend), ich stehe dir gegenüber — die heißt ‚Gegen-

überliegende'." Mit diesen Darbietungen scheint die Planimetrie berührt und zugleich erschöpft, ihr ureigenes Gebiet ist hiernach überhaupt nicht erreicht.

Nun hätte ich K. C. Schneider zunächst weiter vorzuhalten, dass er den Begriff der „Mathematik" vollkommen unzulänglich fasst. So wenig der Dachanteerer ein Kunstmaler, so wenig der Maurer ein Architekt oder der Steinsetzer ein Bildhauer, ein Künstler ist, ebensowenig ist ein Rechner, selbst ein Rechenkünstler ein Mathematiker. Gewiss bedarf auch der Künstler des handwerksmäßigen Werkzeuges, um seine Ideen zu verwirklichen; so auch der Mathematiker z. B. für die höhere Analysis (Algebra s. str., Zahlentheorie, Differential-Integralrechnung, Funktionstheorie, Theorie der Differentialgleichungen, Variationsrechnung, Transformationsgruppen u. s. f.) des elementaren Zahlen- und Buchstabenrechnens. Aber er kann zweiffellos ein schlechter Rechner und doch hervorragender Analytiker sein, gerade wie der beste Architekt ein unfähiger Maurer. Und wenn möglich noch offenkundiger wird die Scheidung, wenn wir der Anwendung der Analysis auf die Geometrie zu folgen suchen und die Theorie der Kurven wie Flächen und die Infinitesimalgeometrie erreichen; u. s. f. Schon die Tatsache, welche bekannt genug ist, dass verhältnismäßig nur wenige Menschen in das Verständnis dieser Wissenschaften einzudringen vermögen, hätte verhindern sollen, in der Mathematik ein apriorisches Vermögen zu sehen. Man möchte fast versucht sein anzunehmen, dass nur Unkenntnis auf mathematischem Gebiete eine derartige Unterschätzung zeitigen könne.

K. C. Schneider zitiert in seiner Ausführung auch einige Autoren; leider, wie es oft geschieht, ohne nähere Stellen- oder doch Werkangabe. So erschwert sich eine doch gelegentlich unumgängliche Nachprüfung. Er beruft sich für den Gegenstand dieser Darlegungen, für seine Annahme einer apriorischen mathematischen Befähigung bei Mensch und Pferd auf Arth. Schopenhauer. Ich habe mich der Mühe unterzogen, die betreffende Ansicht dieses Philosophen nachzulesen ([6] „Die Welt als Wille und Vorstellung", 1. Bd., 677 S. Leipzig, Phil. Reclam). Es wäre zunächst irrtümlich anzunehmen, Arth. Schopenhauer habe nur die Mathematik, oder gerade diese erklären wollen „aus der uns a priori bewussten Form aller Erkenntnis: diese ist überall der Satz vom Grunde: hier ist sie, als Form der Anschauung, d. i. Raum, Satz vom Grunde des Seyns." Er fügt hinzu: „Dessen Evidenz und Gültigkeit aber ist ebenso groß und unmittelbar, wie die vom Satze des Erkenntnisgrundes, d. i. die logische Gewissheit" ([6] S. 117).

Die Mathematik findet nur insoweit eine besondere Betrachtung, um auch sie in sein philosophisches

Schema zu pressen: „Wir verlangen die Zurückführung jeder logischen Begründung auf eine anschauliche“ ([6] S. 114). Die ganze „Mathematik“ aber, die Arth. Schopenhauer so als auf anschaulicher Evidenz beruhend nachzuweisen versucht, ist die Planimetrie. Und um sein Dogma zu erhärten, führt er an dem besonderen Falle des gleichschenklig rechtwinkligen Dreiecks den pythagoräischen Lehrsatz figürlich vor. Er ist bescheiden genug, das Weitere der Phantasie des Lesers zu überlassen, wenn er anschließend doziert: „Auch bei ungleichen Katheten muss (! Verf.) es sich zu einer solchen anschaulichen Überzeugung bringen lassen, wie überhaupt bei jeder geometrischen Wahrheit . . .“ ([6] S. 119). Doch, ich hätte Arth. Schopenhauer's Wertung der „Mathematik“, d. h. der (planen) Geometrie, als ein apriorisches Vermögen, als „eine reine Anschauung des Raumes“ schweigend übergehen können, da die Bezeichnung von Winkeln und Dreiecken (Kluger Hans) noch keine Mathematik wäre, auch niemand aus dem Kreise um K. Krall weiter behauptet haben dürfte, die Pferde verstünden Planimetrie.

Das „mathematische“ Tummelfeld der Pferde bildet vielmehr das Zahlenrechnen. Wie urteilt Arth. Schopenhauer hierüber? Er sagt: „Unsere unmittelbare Anschauung der Zahlen in der Zeit reicht zwar . . . nicht weiter, als etwa bis Zehn: darüber hinaus muss schon ein abstrakter Begriff der Zahl, durch ein Wort fixiert, die Stelle der Anschauung vertreten.“ ([6] S. 122). An einer anderen Stelle: „. . . haben wir im allgemeinen bemerkt, wie sehr das Thun und der Wandel des Menschen von dem des Thieres sich unterscheidet, und dass dieser Unterschied doch allein als Folge der Anwesenheit abstrakter Begriffe im Bewusstseyn anzusehen ist . . . Ebenso nun beschränkt die Abwesenheit der Vernunft die Tiere auf die ihnen in der Zeit unmittelbar gegenwärtigen anschaulichen Vorstellungen . . .“ ([6] S. 132). Das ist also ziemlich das Gegenteil von K. C. Schneider's rhetorischer Frage: „Hat nicht Schopenhauer mit größter Energie die These verfochten, aller Mathematik liege eine anschauliche Evidenz, keine logische, zugrunde?“ ([1] S. 177). Nach Arth. Schopenhauer stellt das Rechentalent der Pferde etwas Undenkbares dar; die apriorische Mathematik desselben, die Geometrie aber ist es gerade, deren Verständnis den Pferden nicht einmal anbehauptet wurde!

Zu welchen eigenartigen Erklärungsversuchen gerade die höchsten rechnerischen Leistungen der Pferde, das Radizieren, führt, möge H. v. Buttel-Reepen belegen ([7] „Meine Erfahrungen mit den ‚denkenden‘ Pferden“. In: „Naturwiss. Wochenschr.“, 1913, Nr. 16/17 u. [2] S. 193): „Falls hier fortgesetzte Beobachtungen

nicht einen einfacheren Weg finden lassen, leiten uns die vorliegenden Tatsachen vielleicht auf ein ganz besonderes Gebiet, auf dem uns die sogen. Zahlenwunder und die Rechenkünstler begegnen." „Die schwierigsten Aufgaben Wurzelziehen" beruhen vielleicht auf einem bei den Pferden vorhandenen „Rechensinn" (Zahlensinn), der mit eigentlicher Intelligenz nichts zu tun hat. Finden wir ihn doch auch bei geistig Minderwertigen und Verblödeten." [2] S. 193 polemisiert H. v. Buttel-Reepen von diesem Standpunkte aus gegen Stef. v. Máday ([3] S. 213—216). Ich muß mich entschieden auf Seite des letzteren stellen, wenn er (S. 214/15) u. a. der Auffassung des ersteren entgegnet: „Aber daraus, dass einer, der sonst dumm ist, nur das eine kann, zu schließen, dass dieses nur so leicht oder einfach sei, dass es jeder Idiot trifft — was gar nicht stimmt! — dies ist ein offenbarer Fehlschluß." Allerdings, H. v. Buttel-Reepen hatte nicht von „jedem Idioten" geschrieben; statt dessen „auch ein Idiot" gesetzt, dürfte dem Sinne der Stef. v. Máday'schen Behauptung gleichmäßig entsprechen. Auch ersterem ist übrigens in seiner Kritik das Versehen begegnet, letzterem eine Ansicht zuzuschreiben, deren Richtigkeit bezw. richtige Deutung er geradezu bestreitet ([2] S. 193: „v. Máday gibt dann zu, dass . . .").

„Die Untersuchung des ‚einen glücklichen Falles'" übrigens, „in dem gegenwärtig ein Mathematiker ein derart außerordentliches Zahlengedächtnis (60 Ziffern in 97 Sekunden; s. „Umschau" 1912 S. 1137/38) besitzt, durch Georg Müller-Göttingen hat diesem ergeben, dass die betr. ‚Leistungen aus dem bloßen sinnlichen, visuellen Gedächtnis nicht zu erklären sind'", dass die Fähigkeit hinzukommen muss, „alle Hilfsmittel, die das Gedächtnis unterstützen, anzuwenden und auszunützen; also eine eigenschaffende geistige Betätigung" ([8] Verf. „Zum Geheimnis der Elberfelder ‚denkenden' Pferde". In: „Natur", 1913, S. 542—548).

Es könnte nun weiter als ganz selbstverständlich erscheinen, dass in diesem Streite über die Grundfragen und den Wert des elementaren Rechenunterrichts das Urteil jener angezogen und beachtet wurde, welche ein ganzes Leben dem Studium dieser Fragen gewidmet haben. Denn es möchte uns doch wohl mit größerer Sicherheit gelingen, über die psychischen Vorgänge unserer Kinder Aufschluss zu erhalten als über jene von Pferden. Man ist aber zuvor merkwürdigerweise auf diesen Gedanken nicht gekommen! Aus einer Anzahl gleichsinniger zitiere ich die folgenden Äußerungen. Nach Hentschel, E., „Lehrbuch des Rechenunterrichts" (K. Merseburger, Leipzig, 1882), Vorwort zur 1. Auflage: „Der Schüler soll denkend rechnen . . ."; oder zur 8. Auflage: „Klares Denken und richtiges Sprechen ist ein wesentlicher formeller Bildungszweck bei dem Rechenunterricht" (in Sperrsatz!

Verf.). Nach Kehr, C., „Die Praxis der Volksschule“ (E. F. Thienemanns, Gotha, 1885, S. 249): „Das Rechnen ist eines der vorzüglichsten Mittel der menschlichen Geistesbildung...“ „Das Denken an und mit Zahlen . . . sind vortreffliche Mittel zur Entfaltung und Ausbildung des jugendlichen Geistes . . .“ Nach Simon, Max, und J. Kiessling, „Didaktik und Methodik des Rechnen- . . Unterrichts (C. H. Beck, München, 1895, S. 39): „Die Arithmetik ist eine reine Vernunftwissenschaft, ja, man kann fast sagen, die reine Vernunftwissenschaft, denn die formale Logik geht, ich erinnere an Grassmann, Prege, Schröder, mehr und mehr in Arithmetik über, das Objekt der Arithmetik, die Zahl, entspringt aus der ererbten Funktion des Vergleichens und Zuordnens von Komplexen, das sind Zusammenfassungen von Vielen zu Einem.“ Demgegenüber die K. C. Schneider'schen und H. v. Buttel-Reepen'schen Deutungsversuche, wie sie allein die augenblickliche Verlegenheit geboren haben kann.

Und dass diese Pädagogen objektiver und so richtiger sahen, wird m. E. für niemanden zweifelhaft sein, der sich mit der Kindespsyche in dieser Beziehung zu beschäftigen Gelegenheit hatte und sie nicht versäumte. Wie ich bereits in [9] („Eine Kritik der Leistungen der Elberfelder ‚denkenden‘ Pferde.“ In: „Naturwiss. Wochenschr.“, Jena, H. 21 u. 22, S. 321 u. folg., 1914) dargelegt habe, erstreckt sich der „Zahlensinn“ zunächst auf die Unterscheidung der Quantität gleicher Qualitäten, wobei sich das Unterscheidungsvermögen in betreff der erforderlichen Differenzquote schärfen wird; es erscheint abhängig von der Quantität an sich und von dem Interesse, das der Qualität entgegengebracht wird. Das Kind wird z. B. zuerst das größere Stück von gern Genossenem zu unterscheiden wissen. Besteht die Quantität dabei aus Gleichartigem in Anzahl, wird die größere zunächst allein der Masse, nicht der Zahl nach geschätzt.

Schon recht früh, Jahre hindurch vor dem Schulbeginn, treten hier und da Zahlwörter auf, oft sowohl der Gegenstandszahl nach (2, 3) richtig wie auch in bezug auf die Ziffern, in der Regel aber fest verbunden mit bestimmten Objekten. Ein Kind von 4—5 Jahren kann hier (in Berlin) nicht selten z. B. die meist zweistelligen Nummernbezeichnungen von zehn und mehr elektrischen Linien irrtumslos bezeichnen, denen es aus Freude am Fahren wie in Erwartung der richtigen seine Aufmerksamkeit zuzuwenden pflegte. Es sind dies zweifellos rein assoziative Erscheinungen, ohne jedes Zahlenverständnis. Längst nachdem das Kind gleiche Gegenstände als solche durch die Addition von $1+1+1+\ldots$ bezeichnet, nachdem es die Zahlenreihe bis Zehn oder weiter anstoßlos hersagen, vielleicht auch von den niedrigsten Zahlen an gewissen Objekten vermerken

kann, bedarf es für gewöhnlich des mühsamen Unterrichts von einem Jahre, um von bestimmten Gegenständen abstrahieren und innerhalb des Zahlenkreises bis Zwanzig mit den 4 Grundrechnungsarten schalten zu können. Da glaube wer will, dass die Elberfelder Pferde das (bis Zehn) in 14 Tagen unter sehr vielem anderen gelernt haben sollten. Ich stimme in dieser Auffassung weitgehend mit Stef. v. Máday ([3] S. 209 – 213) überein.

So wenig wie der „Zahlensinn" auch nur das Zahlenrechnen beim Menschen leisten kann — auch Arth. Schopenhauer wagte die apriorische Anschauung in der Zeit nicht über „etwa Zehn" zu erheben! —, so wenig, wenn nicht noch weniger haben wir einstweilen Ursache, ihm für das Tier zu vertrauen. H. Rothe ([4] S. 744) prüfte das Zählvermögen eines Pferdes in der Art, dass er sich „Holzstücke, die Rübenschnitzel und Würfelzucker glichen, anfertigen ließ. Darauf warf" er „3 m vor dem Pferde erst ein Holzstück, dem" er „Zucker- bezw. Rübengeruch beigebracht hatte, dann erst ein Stück Rübe oder Zucker." Auf diese Weise sollte dem Pferde beigebracht werden, „darauf zu achten, dass erst das 2. Stück etwas zum Fressen war. Es kostete . . . schwere Arbeit und lange Geduld, das dem Pferde beizubringen." Als H. Rothe „dann weitergehen wollte und erst nach 2 Holzstücken einen Leckerbissen warf, versagte es völlig."

E. Wasmann berichtet ([10] „Instinkt und Intelligenz im Tierreich"; Herder'scher Verlag, Freiburg i. Brsg., S. 202) nach Lloyd Morgan über Unterrichtsversuche mit „einer Schimpansin Sally, die in den Zoological Gardens von London lebte. Auf Anregung und unter Aufsicht von George Romanes stellte der Wärter Versuche an über das Zählvermögen des Affen. Durch geduldige Dressur wurde das Tier dahin gebracht, eine bestimmte Anzahl von Strohhalmen — bis 5 und darüber — in den Mund zu nehmen, um sie dem Wärter darzureichen. L. Morgan sagt hierüber („Introduction to comparative psychologie", London 1903, p. 253): ‚Während meines Besuches jener Gärten sah ich Sally diese Handlung 16mal vornehmen, darunter 11 mal mit richtigem Resultat. Aber an einem Tage, als sie 2mal geirrt hatte — indem sie statt 3 Strohhalmen deren 5, und dann 4 statt 3 reichte —, sagte der Wärter, sie sei müde und schlecht aufgelegt. Ich sah überhaupt keine Versuche, die über die Zahl 5 hinausgingen'."

Derart ergebnislos sind die kritischen Dressur- bezw. Unterrichtsbemühungen, Tiere auch nur an bestimmte Objekte gebundenes „Zählen" zu lehren, stets geblieben bis auf K. Krall, der, Pferdekenner und Psychologe von jenem 1. November 1908 an, der Fabel zur Wirklichkeit zu verhelfen wähnte. Was aber soll man auf dem Boden der nüchternen Wissenschaft überhaupt einer Auffassung entgegnen, wie sie K. C. Schneider u. a. ([1] S. 174)

äußert: „Wer möchte mit Sicherheit sagen, dass die Bienen nicht zählen, wenn sie arbeiten? Man prüfe doch genau ihre Bewegungen beim Bau der Zelle, vielleicht herrscht da ein bestimmter Rhythmus, aus dem man auf die psychische Arbeit des Tieres schließen könnte. Ein Hund berechnet seinen Sprung: ja, kann er das, ohne zu zählen?“ Die Aufnahme von Einheiten im Rhythmus und das Zählen sind grundverschiedene Dinge. Ich hörte z. B. die Kirchenuhr schlagen, versäumte von Anbeginn zu zählen, rekapituliere dem Gehöre nach, d. h. dem Rhythmus nach die Schlagfolge und wende nunmehr die Aufmerksamkeit auf das Zählen. Das behauptete Sprungweitezählen des Hundes erinnert mich an jenen Witzblättler, der auf der Reise sein Bett in der Länge auszumessen pflegte, um zu entscheiden, ob er sich nicht auch in Ansehung seiner Körpergröße in der Diagonale legen müsse.

So gänzlich ausgeschlossen es ist, von Rhythmen auf Wurzeln zu gelangen, für ebenso verfehlt halte ich L. Plate's Meinung ([11]) „Beobachtungen an den denkenden Elberfelder Pferden des Herrn K. Krall.“ In: „Naturwiss. Wochenschr.“ 1913, S. 263—268), die Pferde vermöchten „sich systematisch an die Lösung heranzuraten, indem die Zahl der Schläge allmählich mit jedem Bein vergrößert wird. Ist diese Deutung richtig, so würde m. E. sich auch hierin schon eine unverkennbare Überlegung ausdrücken. Ich (Plate! Verf.) halte es für sehr wahrscheinlich, dass Muhamed die Quadratwurzeln auch sehr oft in derselben Weise behandelt. Wenn er aber gut gelaunt ist, liefert er, wie die obigen Beispiele erkennen lassen, Zahlenreihen, welche einen Sinn haben und auf ein Raten hinweisen, das kombiniert ist mit vernünftigen Überlegungen. Alles in allem bestreite ich (Plate! Verf.) aber, dass die Elberfelder Pferde schwierige Rechenoperationen ausführen können. Das sofortige Losklopfen ohne jede längere Überlegung schließt dies aus, sie raten die Lösung entweder vollständig, wobei ihnen die ausgewählten Aufgaben zu Hilfe kommen (so beim Ausziehen dritter und vierter Wurzeln) oder günstigenfalls unter Verwertung gewisser rechnerischer Kenntnisse (so in der Regel bei gewöhnlichen Quadratwurzeln)“ [S. 267].

In diesen Worten liegt m. E. Wahres und Unzutreffendes vereint. Ich musste es für durchaus unbefriedigend erachten, das Problem mit einer Erklärung lösen zu wollen, die nur auf einen Teil der Erscheinungen Bezug haben konnte; bei K. C. Schneider überdies für jenen Teil in irrtümlicher Auffassung. Es ist mir aber ebenso unbegreiflich, wie man wiederum das eine Einheit bildende Gebiet der Rechenleistungen mit L. Plate vorgefasster Meinung zuliebe willkürlich zerhacken und verschiedenartig deuten kann. L. Plate zählt neben den 3. und 4. Potenzen allein das Radizieren unter die „sehr schweren

Aufgaben". Er scheint vor diesen Aufgaben mit der Auffassung, sie seien von den Pferden eigengerechnet, d. h. rein verstandesmäßig gelöst, Halt zu machen, für die Quadratwurzeln nur noch „gewisse rechnerische Kenntnisse" anzunehmen und bei den höheren Wurzeln ein Heranraten vorauszusetzen.

Nun ist es für jeden, der auch nur einen geringen Einblick hat in die betr. Lösungsweisen beim Radizieren, welche als Raten bezeichnet werden könnten, klar, dass ein Unterschied nach dem Grade der Wurzel unmöglich gezogen werden kann. Jedenfalls kein anderer als jener z. B. zwischen $5 \cdot 5$ und $5 \cdot 5 \cdot 5$; d. h. nie der Methode nach. Um es kurz zu erläutern (Beispiele aus L. Plate, [11] S. 266/267): $\sqrt[2]{31'36} = 56$ und $\sqrt[4]{374'8096} = 44$. Nach der Anzahl der Einheiten des Wurzelexponenten (2 bzw. 4) werden die Radikandenzahlen in gleichstellige Gruppen (von 2 bzw. 4 Ziffern) von rechts nach links abgestrichen und zunächst der vordere Zahlenkomplex auf die höchste in ihm als betreffende (2. bzw. 4.) Potenz enthaltene Grundzahl nachgeprüft ($5^2 = 25$ [gegen 31]; $4^4 = 256$ [gegen 374]. Dann wird die letzte Ziffer des hinteren Zahlenkomplexes (6 bzw. 6) geprüft.

Bei einer 2. Wurzel kann die 6 nur entstehen aus $4 \cdot 4$ oder $6 \cdot 6$ — man vergesse nicht, dass nur restlose Radizierungen vorgeführt werden! — Und siehe da, die Pferde raten genau wie ein unachtsamer oder weniger geübter Mensch zunächst falsch 54! Überhaupt stets dieses selbe Bild, dass die Pferdeleistungen sich im ganzen genau parallel bequemen menschlichen bewegen. Potenzen in niedrigsten Ausmessungen, restlose Radizierungen zum „Heranraten", keine Logarithmen, stets so einfache Rechnungen, dass sie der Behandlung durch Kopfrechnen keine Schwierigkeiten bereiten können. Diese Parallelität gibt gewiss sehr zu erwägen; sie übersieht selbst Aufgabenfehler wie ([11] S. 267) „$\sqrt{50525}$ mit 53, 8, dann richtig 15" statt $\sqrt{50625} = 15$! Wie so aber zu alledem in Antwortreihen wie dieser 53, 8, 15 oder der folgend genannten 18, 8, 7, 38, 45, 34, 8, 44, selbst auch bei der weiteren „23, 24, 32, 22, 63, 33, endlich richtig 43" ein „mit vernünftigen Überlegungen kombiniertes Raten" (L. Plate) — m. E. setzt das Erraten stets eine Leistung auf verstandesmäßiger Grundlage voraus! — erblickt werden kann, ist mir gänzlich unerfassbar! Nimmt man einfache Assoziationsvorgänge für die Leistungen an, so findet ein solcher rechnerischer Blödsinn, wie er sich bei allereinfachsten Aufgaben nicht selten zeigt, auch in unzureichend festen, durch die Aufgabenfülle verwirrten oder durch Zeitunterbrechung verwischten bezw. nicht im besonderen andressierten, doch auf ähnliche Bahnen angewiesenen,

hie und da von der Aufmerksamkeit d. h. Mohrrüben nicht geleiteten sinnlichen Vorstellungen eine befriedigende Erklärung (s. folg.).

Denn, während uns K. C. Schneider das „Rechentalent" der Pferde als eine apriorische Gabe werten lassen möchte, suchen u. a. L. Plate und E. Ziegler ihrer Anschauung gerade durch ein rechnerisches Gewand ein bestrickenderes Aussehen zu geben und erfreuen sich damit des ausgesprochenen Beifalles wenigstens bei allen jenen, die ihnen ohnedem Glauben schenken und welche die argen Löcher in dieser Bekleidung nicht zu erkennen wissen.

L. Plate ([11] S. 264 . .) hat die 317 Aufgaben, denen er beiwohnte, nach seinem Protokoll in leichte, schwere und sehr schwere eingeteilt und ist dabei zu dem, wie ihm scheint, „bemerkenswerten Ergebnis gekommen, dass sowohl bei jedem einzelnen Pferde, als auch, wenn alle vier Tiere zusammengenommen werden, die Zahl der Fehler zunimmt mit der Schwierigkeit der Aufgaben." Hieraus schließt L. Plate auf „wirkliche Verstandesoperationen". Zunächst ist es durchaus nicht bemerkenswert, sondern eine bare Notwendigkeit (ein Axiom), dass das Summenergebnis den untereinander gleichsinnigen Einzelergebnissen entspreche. Gegen die Deutung der Leistungen als reine Assoziationsvorgänge würde eine solche Feststellung jedenfalls gar nichts beweisen, nicht einmal sicher gegen die O. Pfungst'sche Zeichenhypothese ([12] „Das Pferd des Herrn von Osten [Der kluge Hans]". Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1907). Denn das sinnliche Gedächtnis würde mit dem verwickelteren Inhalt der zu assozierenden Reize bzw. Vorstellungen und Hufschlagfolgen ganz naturgemäß unsicherer arbeiten müssen. Und die O. Pfungst'sche Deutung wäre deshalb nicht ausgeschlossen, weil selbstverständlich der Mensch die schwierigen Aufgaben ebenfalls weniger schnell bezw. sicher berechnen, mithin einen wenigen festen Konnex zum Tiere gewinnen würde.

Zu diesem kommt der L. Plate'schen Statistik keine Realität zu. Jeder Besucher weiß zu berichten, dass die Pferde nicht selten auf die einfachsten Fragen in unsinnigsten Antwortfolgen reagieren. K. Krall selbst weist darauf ([5] S. 111) hin: „Von Zeit zu Zeit aber treten plötzlich endlose Reihen falscher Antworten auf, die nicht einer mangelnden Kenntnis, sondern — wie die Erfahrung zweifellos ergeben hat — Unluststimmungen entspringen." Diese Unluststimmungen trotz sicherer Kenntnisse betreffen naturgemäß an erster Stelle das Versagen bei leichten Aufgaben. Eine Statistik aber, welche das Zahlenmaterial nach Lust und Unlust scheidet, ermangelt der Beweisfähigkeit. Überdies gilt die L. Plate'sche Behauptung nach ihm selbst nicht; denn seine eigenen Werte für Muhamed, der allein „sehr schwere"

Aufgaben gerechnet hatte, sind 13.8 %, 32.35 %, 20 % Versager für 29 leichte, 34 schwere und 20 sehr schwere Aufgaben. Es ist mir nur noch das ausführliche Protokoll F. Hempelmann's ([13] „Manuskript über seinen Besuch der Pferde am 14., 15. u. 16. März 1912; 12. S.) zugänglich. Die Bearbeitung der Aufgaben genau nach dem Schema L. Plate's hat mir etwa 31 % Versager der Gruppe II, 56 % von III ergeben. Die Statistik desselben hat daher nicht einmal allgemeinere Geltung; ihre Folgerungen sind auch aus diesem Grunde irrige.

Auch H. E. Ziegler unternimmt ([14] „Falsche Statik". In: „Mitteil. d. Gesellsch. f. Tierpsychologie", 1913, S. 65/66) einen gänzlich verfahrenen Ausflug in das Gebiet der Mathematik, um Deckung für seine Auffassung zu finden. Er erklärt hierbei: „Wenn ich einem Kind 10 gleichartige Divisionsaufgaben stelle, wobei jeweils eine zweistellige Zahl herauskommt, und es werden nur eine oder zwei Aufgaben richtig gelöst, so ist damit schon bewiesen, dass das Kind das Divisionsverfahren verstanden hat, denn sonst hätte es keine einzige Aufgabe lösen können." H. E. Ziegler hat sich nicht hinreichend in die Faktoren zu vertiefen verstanden, welche die („apriorische"?) Wahrscheinlichkeit im Beispiele der rechnenden Pferde bedingen. Ich habe dem eine ausführliche Kritik[9] gewidmet. Er hat besonders versäumt zu berücksichtigen, dass die Pferde ja nicht einmal, sondern recht wiederholt antworten, dass die Ziffern 0, 8 und 9 bei den Ergebniszahlen so gut wie fehlen, 1, 2, 6 und 7 seltener auftreten und dass selbst unter den restlichen zweistelligen Komplexionen nur wenige bevorzugt erscheinen, abgesehen z. B. davon, dass links- und rechtsseitig verklopfte Zahlen (Inversionen, so 43 gegen 34) gern als richtig angesprochen werden. Bei sehr vorsichtiger Bewertung dieser Eigenarten habe ich als Wahrscheinlichkeit berechnet, dass unter 10 derartigen Aufgaben 2 (genauer 2, 3) richtig beantwortet werden müssten, allein auf Grund der Gepflogenheit, überhaupt zu treten.

Ich habe dort auch eingehender den Einwand der Anhänger K. Krall's, dass dieser gar nicht zu radizieren verstehe, behandelt, wie er es einer Anzahl von Besuchern sogar schriftlich versichert hatte (so an H. v. Buttel-Reepen, [7] S. 261). Die Pferde hätten über die $\sqrt[3]{125}$ hinaus alles aus eigenem gelernt. Demgegenüber wies ich darauf hin, dass K. Krall restlos radizierbare Radikanden nur durch Potenzieren von Grundzahlen erhalten konnte, die Wurzellösungen mithin kannte, dass das Überschlagen der Wurzelwerte keinerlei Schwierigkeiten habe, auch eine besondere Auswahl vorliege und dass K. Krall verschiedentlich im Affekt die Kenntnis der Lösung gezeigt habe, so [7] S. 258 für die 2.

unwissentliche (!) Aufgabe: $\sqrt[3]{12167} = f\,33$. Obgleich ich (H. v. Buttel-Reepen! Verf.) Krall die richtige Lösung (23) nicht mitgeteilt habe, ruft er ‚falsch' und lässt dem Pferde durch Albert einen Peitschenschlag geben." Zudem musste ich K. Krall noch in anderer Beziehung ein Versagen seines Gedächtnisses, Widerspruch auch in anderen Fällen vorhalten.

Vor allem hat die Lösung unwissentlicher Aufgaben in den Kreisen auch kritischer Beurteiler Eindruck zugunsten K. Krall's gemacht, und ich muss gestehen, dass auch mich gerade diese (nach dem Bericht H. v. Buttel-Reepen's [7] S. 250) veranlasst hatten, mich eingehend mit dem Problem zu beschäftigen. „Unwissentliche", d. h. solche Aufgaben, die selbst und deren Lösung je getrennt in versiegelten Umschlägen eingeführt wurden, um die Aufgabe erst für das Anschreiben zu entnehmen, ihr Ergebnis später zu vergleichen. H. v. Buttel-Reepen nennt deren 4; es sind die Aufgaben: $\sqrt{3364} = f\,32\ f\,44\ f\,fr\,58$, $\sqrt[3]{12167} = f\,33\ f\,r\,23\ r\,23$, $\sqrt[2]{4096} = f\,36\ f\,74\ f\,46\ f\,46\ r\,64$, $\sqrt[2]{6241}$ = vielmals f. Von diesen 4 Aufgaben weise ich schon 2 der 3 „gelösten" aus dem dürftigen publizierten Protokollmaterial als zuvor durchgenommen nach. P. Sarasin ([15] „Ein Besuch bei Herrn Karl Krall und seinen denkenden Pferden." In: „Zool. Anzeiger," 1912, S. 238—254) nennt als Aufgabe vom 1. Juni 1912: $\sqrt[3]{12167}$ mit f 13 r 23; H. v. Buttel-Reepen's Besuch datiert vom 17., 18. u. 19. Dezember 1912! Beide Aufgaben beziehen sich auf Leistungen Muhameds. Und — nach dem handschriftlichen Protokoll F. Hempelmann's ([13] S. 3) war eine der aus K. Krall's Aufgabensammlung an Zarif gestellten Aufgaben: $\sqrt{4096} = r\,64$; das Protokoll datiert vom 15. März 1912! Es erweist dies von neuem die außerordentliche Beschränkung der Aufgabenwahl im allgemeinen wie in bezug auf K. Krall's Aufgabensammlung, vor allem, dass aus diesen sogen. unwissentlichen Versuchen keinerlei Beweiskraft für die Denkfähigkeit der Pferde zu schöpfen ist.

In diesem Zusammenhange möchte ich auch kurz an die Auffassungen anschließen, welche V. Franz und H. v. Buttel-Reepen unter „Tierverstand und Abstammungslehre ([16] u. [17] Biol. Centralbl., 1913, S. 370—385 bzw. S. 512—516) äußern. V. Franz nimmt die Voraussetzung denkender Pferde als Beweistatsache für seine besondere Auslegung des Entwickelungsgedankens in Anspruch: „Selbst die Krall'sche Auffassung würde nicht nur der Entwickelungslehre nicht widersprechen, sondern vielmehr ge-

rade in derjenigen Richtung liegen, nach welcher hin wir die Entwickelungslehre gegenwärtig umgestalten müssen" ([16] S. 385). Dass denkende Pferde dem Entwickelungsgedanken, wie ihn V. Franz vertritt, nicht mittelbar widerspreche, wäre m. E. vielleicht zuzugeben. Aber auch nur dieser Auffassung gegenüber, wie sie V. Franz (S. 381) ausspricht: „Unvoreingenommene Betrachtung der gesamten heutigen und vorweltlichen Tierwelt . . . kann also nur lehren, dass von einer Zunahme der Entwickelung im ganzen seit außerordentlich weit zurückliegenden Zeiten nichts zu merken ist. Wenn man sich dies einmal klar macht — zu bewundern wäre dann der Mut, welcher in der „Tierreihe" noch Anklänge an die phylogenetische Entwickelung erblicken wollte, anstatt sich der . . . Ansicht anzuschließen, dass die vermeintlichen Unterschiede des Entwickelungsgrades in Wahrheit lediglich Unterschiede des Grades der Menschenähnlichkeit sind."

Ich bin unsicher, wie weit diese Meinung Anklang gefunden hat; ich bin jedoch erstaunt, dass L. Plate ([18] „Bemerkungen zu dem Schröder'schen Aufsatz über die Elberfelder Pferde." In: „Natur", S. 548/550) die V. Franz'sche Ausführung für sich zitiert. Jedenfalls bin ich nicht darüber unterrichtet, dass L. Plate inzwischen eine andere Ansicht als die seinige bekannt hat, die er z. B. ([19] „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung". W. Engelmann, Leipzig; 1908, S. 376) so äussert: „Die Abstammungslehre beweist (! Verf.), dass trotz vieler Rückbildungen im einzelnen die Organismen sich im Laufe der Erdgeschichte vervollkommnet und an Reichtum der Strukturen und an Mannigfaltigkeit der Leistungen beständig zugenommen haben. Die organische Evolution wird also beherrscht von einem Progressionsgesetz, und es ist Aufgabe der Biologie, die Ursachen dieses in der Hauptsache geradlinigen . . . Ansteigens nachzuweisen." Einem solchen Ansteigen würden die Leistungen der Pferde, wenn sie auf ihrem eigenen Denkvermögen beruhten, ganz bestimmt widersprechen; zumal sie sich durchaus nicht auf das Rechnen beschränken, sondern alle Gebiete des menschlichen Denkens, selbst ethische und ästhetische Urteile betreffen sollen.

Der dogmatische Monismus, wie ihn nach E. Haeckel auch L. Plate vertritt, kennt die psychischen Erscheinungen folgerichtig nur als materielle Vorgänge. Ich kann hier übrigens nicht mit E. Haeckel's „Welträtseln" und deren Monismus rechten. „Ohne nähere Begründung", richtet sie u. a. O. Külpe, ([20] „Die Philosophie der Gegenwart in Deutschland". B. G. Teubner, Leipzig; 1911, S. 49), werden von Haeckel beständig Energie und Geist oder Seele miteinander verwechselt, und so gelangt er denn zu einem Monismus, der . . . für den Zusammenhang von Materie und Energie oder von Stoff und Kraft ohne weiteres den wesent-

lich anderen von Materie und Geist oder Seele einsetzt.“ Und (S. 53): „Man kann es begreifen, dass Paulsen sagt, er habe mit brennender Scham dieses Buch gelesen, mit Scham über den Stand der allgemeinen Bildung und der philosophischen Bildung unseres Volkes.“

Aber auch wenn wir ablehnen, Materie für Geist zu substituieren, folgen wir doch dem Ergebnisse wissenschaftlicher Forschung, eine enge Beziehung, welcher Art auch immer, zwischen den psychischen Vorgängen und dem (Zentral-)Nervensystem anzunehmen. L. Plate sagt sogar ([19] S. 356): „Was die Vererbung psychischer Eindrücke anbetrifft, so werden gewiss die meisten Instinkte der niederen Tiere auf blastogenen Variationen beruhen.“ Dann ist es aber innerhalb der Entwickelungslehre undenkbar, dass das materielle Gehirnsubstrat des Denkvermögens sollte arteigentümlich (von einmal früher her) vorhanden bleiben, ohne seine Funktion innerhalb der ungezählten Möglichkeiten, welche dem Pferde hierfür gerade in seiner Stellung als vertrauter Genosse des Menschen gegeben waren, ein einziges Mal zu offenbaren. Und ebenso undenkbar erscheint es, dass der betreffende Gehirnkomplex sollte in kurzen Unterrichtsstunden für das Individuum hervorgezaubert oder seine Funktion über die organische Anlage gesteigert sein.

Dass die behaupteten Leistungen der Pferde zudem der Selektionstheorie widersprechen würden, ist gewiss. L. Plate ([19] S. 254): „Beide Autoren (G. Romanes und Aug. Weismann. Verf.) stimmen also darin überein, dass nur durch Selektion ein Organ auf der Höhe der Anpassung erhalten wird und dass Verfall und Verkleinerung eintreten müssen, sobald sie aufhört.“ Man sollte annehmen, dass die genannten Autoren die Selektionstheorie richtig zu interpretieren verstehen!

Zum Schlusse. Neuerdings häufen sich die Stimmen, welche von einem offenkundig recht sehr bemerkbaren Rückgang in bezug auf die sogen. Leistungen der Pferde zu berichten wissen. So H. Haenel ([21] „Berliner Tageblatt“, Nr. 107, 1914), dessen „exakte Prüfung u. a. zeigte, dass die Tiere gegen früher Rückschritte gemacht haben.“ So auch H. v. Buttel-Reepen ([2] S. 196): „Von Interesse ist, dass die Tiere in der letzten Zeit immer schlechter arbeiten. Ebenso wie der „Kluge Hans“ ausgeschieden werden musste, sind zwei weitere Pferde, die längere Zeit unterrichtet wurden, wie auch der Elefant „Kama“, abgeschafft worden. Unlängst wurde aus gleichem Grunde der viel genannte „Zarif“ aus dem Unterricht genommen. Er wird jetzt geritten. Auch ‚Muhamed‘ versagt mehr und mehr.“ Höchst merkwürdig! Während der Unterricht im Menschen „das Prinzip des Wahrheitswertes im Denken, das zweifellos (auch) aprioristischer Natur ist“

(K. C. Schneider[1]), S. 174), mit Inhalt füllt, während er den Menschen zu fortschreitender Vertiefung und höherer Leistung auf geistigem Gebiete, immer mehr innerem Zwange folgend, treibt, ist das Verhalten der Pferde nie über die Mohrrübendressur hinausgegangen, nie über den Inhalt des Dressurschatzes bis zum Handeln auf Grund allein eigenen Verständnisses.

Wenn H. Haenel[21]) aus der Tatsache, dass die Pferde schon jetzt alle mehr oder minder versagen, folgert, „sie stehe mit den Gesetzen der Gedächtnisübung in Widerspruch", so kann ich dem durchaus nicht zustimmen. M. E. ließe sich das so deuten, dass bei der außergewöhnlich gesteigerten Vielseitigkeit der Anforderungen an das Gedächtnis einmal die für eine dauernd feste Assoziation erforderlichen Wiederholungen ausgeschlossen war und dass zugleich die Fassungskraft des Gedächtnisses weit überschritten wurde, d. h. die Möglichkeit, die betreffenden Bahnen hinreichend getrennt zu erhalten. H. v. Buttel-Reepen fügt ([2]) S. 196) hinzu: „Der König von Württemberg sandte an Krall drei Araberhengste; denen aber trotz ungefähr 6wöchigem Unterrichte nichts beigebracht werden konnte." Vielleicht weist dies in Verbindung mit dem Versagen selbst von Zarif und Muhamed auch auf eine Änderung im Verhalten K. Krall's hin, etwa im Anschlusse an eine gesteigerte Nervosität; die O. Pfungst'sche Hypothese unbewusster Zeichengebung würde hieraus eine Stütze ziehen können.

Jedenfalls! Das glaube ich einer vorurteilsfreien Prüfung, die ich bezüglich der Kritik weiterer Einzelheiten auf meine anderen Arbeiten über den Gegenstand ([8], [9]) und „Berichtigungen zu den Anmerkungen der Herren Prof. Dr. L. Plate und H. v. Buttel-Reepen." In: „Natur", 1914, S. 312—315) hinweise, dargetan zu haben, dass nichts, aber auch rein nichts die Denkfähigkeit der Pferde zu erweisen vermag, dass vielmehr alles und entschieden gegen sie spricht. Wir dürfen doch wohl eine solche Frage nicht mit dem Dogma des Monismus, mit Worten von einer „freien naturwissenschaftlichen Weltanschauung" ([11]) S. 267) zu beantworten gedenken, die L. Plate ständig hineinmengt, welcher die Kritik damit abzutun trachtet, dass er sie als in Diensten der Kirche stehend bezeichnet: „Die ganze Opposition gegen diese (seine! Verf.) Deutung der Elberfelder Pferde mutet mich an, wie die Entrüstung der katholischen Kirche gegen die Galiläische Lehre (gemeint: Galilei! Verf.) von der Bewegung der Erde um die Sonne." Ich erwidere L. Plate hierauf nochmals, Intoleranz, derartige Kampfesweise, wie sie sich auch kleide, halte ich für gleich wenig unsere Erkenntnis fördernd. M. E. beruhen die gesamten Leistungen zu einem wesentlichen Teile auf Assoziationsvorgängen

des sinnlichen Gedächtnisses. Nach dem Urteile berufenster Pferdekenner dürfen wir diesem Hervorragendes zumuten. Nach Stef. v. Maday ([22]) „Psychologie des Pferdes und der Dressur." Paul Parey, Berlin; 1912, S. 51/52): „Das Gedächtnis ist die am meisten angestaunte Fähigkeit des Pferdes. ‚Das Pferd sei ein dummes Vieh, es habe aber ein vorzügliches Gedächtnis' — sagt ein uralter Spruch . . . ‚Es ist wenig intelligent — sagt auch Le Bon — doch scheint sein Gedächtnis dem menschlichen weit überlegen zu sein'." Und Stefan v. Máday selbst urteilt: „Es ist sicher, dass die Gelehrigkeit des Pferdes durch sein gutes Gedächtnis in hohem Maße gefördert wird."

Es verdient hiernach besonderes Interesse dass H. v. Buttel-Reepen zunächst ([7] S. 262) das Elberfelder Problem so bewertete: „. . . Wohl ist aber eine eigene vielleicht nicht sehr umfangreiche Denktätigkeit, ein gewisses begriffliches Denken anzunehmen." Demgegenüber äußert er später, nachdem er die Pferde „zu verschiedenen Malen — insgesamt 9 Tage" ([2] S. 193) beobachtet hatte, aus dem Protokoll seines Besuches in Abwesenheit K. Krall's vom 30./31. Okt. 1913 ([2] S. 194): „Als ich (H. v. Buttel-Reepen! Verf.) mich . . . an den Pferdepfleger Albert mit der Frage wandte, wie er über die Leistungsfähigkeit der Pferde im allgemeinen dächte, sagte er ungefähr wörtlich: ‚Ich denke wie Herr Professor darüber.' ‚Wieso,' entgegnete ich. ‚Ja, ich glaube, dass es Gedächtnisleistungen sind,' ‚allerdings', so fügte er plötzlich zögernd und überlegend (! Verf.) hinzu, lösen sie ja auch unbekannte Aufgaben." Es scheint mithin, dass bereits die direkte Beobachtung den Nimbus des pferdeeigenen Denkvermögens zu zerstreuen beginnt.

Ich habe schon zuvor erwähnt, dass die Wahrscheinlichkeit von Antworttreffern z. B. für die Wurzelaufgaben unter den besonderen Umständen mehr als 20% beträgt. Hierzu hebe ich nach H. Dexler ([23] „Über den dermaligen Stand des Krallismus." In: „Lotos", 1914, 49 S.; S. 47) hervor: Modzelewsky hat neuestens „unter 555 selbstgestellten Versuchen nur etwas über 10% richtige Antworten erhalten, gleichgültig, ob erstere leicht oder komplizierter waren." In Rücksicht darauf, dass sich Modzelewsky nicht oder nicht völlig den besprochenen Beschränkungen wird unterworfen haben, stimmt beides recht gut überein, verglichen zugleich mit der Beobachtung des allmählich gänzlichen Versagens der Pferde. Die Gedächtnisleistungen scheiden stetig mehr aus; es bleiben schließlich nur noch die Zufallstreffer innerhalb der Wahrscheinlichkeitsgrenzen.

Bei alledem darf endlich nicht unbeachtet bleiben, dass man für das Pferdeauge bisher eine Scharfsichtigkeit ausschließen zu müssen geglaubt hat, wie sie das Lesen z. B. von Druck- und Tafelschrift, das Erkennen von Bildern u. s. f. vor-

aussetzt. So nach Stef. v. Máday ([22] S. 15): „Der Gesichtssinn des Pferdes steht dem des Menschen im allgemeinen nach; besonders die genauen Konturen und die Details der Körper, dann die in größerer Entfernung liegenden Gegenstände sind es, die vom Pferde nicht unterschieden werden . . . Die Ansicht, welcher zufolge das Pferdeauge nicht bloß im Vergleiche mit dem Auge des Menschen, sondern auch absolut genommen, d. h. was seine Brauchbarkeit betrifft, als ein minderwertiges Organ zu betrachten ist, kann durch eine Anzahl von Beobachtungen gestützt werden." Es ist schwer zu begreifen, dass man den Glauben an das Wunder denkender Pferde gefordert hat, ohne sich mit diesen Feststellungen einer unbefangenen Wissenschaft zuvor auseinanderzusetzen.

K. Krall glaubte, die Tiere zu „unterrichten". Er hat sich aber, z. B. mit seinen Aufgaben bzw. deren Ergebnissen, gänzlich den Gepflogenheiten der Pferde untergeordnet. Schon Ch. Darwin („Der Ausdruck der Gemütsbewegung bei Menschen und Tieren." Übers. v. Th. Bergfeldt; 1. Aufl., Halle a. S., 1872, S. 47. — Nach [10] S. 145) erklärt das Scharren, „die möglichste Annäherung an die gewohnheitsmäßige Bewegung des Fortschreitens", als „etwas, was man beinahe ein richtiges Ausdrucksmittel nennen könnte." Zu scharren, d. h. „das wiederholte (! Verf.) Heben und Senken des Vorderfußes" (Stef. v. Máday), „als ein Zeichen der Begierde" (Ch. Darwin), nach Zucker und Mohrrüben (Verf.). K. Krall liefert zu allem Überfluss das eigene Geständnis hierzu, wenn er äußert ([5] S. 111): „Eigentümlicherweise gaben sie (die Pferde. Verf.) im Anfang des Rechenunterrichts die Zahl 1 fast nie richtig an, sondern statt dessen 2 oder 3. Es machte den Eindruck, als ob die einmalige Bewegung des Fußes ihnen nicht der Mühe wert sei; beweisend für diese Annahme ist mir (K. Krall. Verf.), dass sie bei 11, 21, 31 die Eins stets richtig angaben." Im Gegensatz hierzu und zu der fortgesetzten Ziffernwahl (s. vorige Darlegungen) behauptet K. Krall weiter: „Es bedurfte vieler Geduld, ihnen ihre Untugend (! Verf.) abzugewöhnen. Auch heute begehen sie noch manchmal den Fehler, eine 1 (mit dem rechten) oder 10 (mit dem linken Fuße) zuviel zu zählen."

Ich denke nunmehr, einer objektiven Kritik hinreichendes Material unterbreitet zu haben, um das Urteil zu fällen, nichts spreche zugunsten der Denkfähigkeit der Elberfelder Pferde, vieles beweisstark dagegen. M. E. beruhen, wie schon hervorgehoben, die Erscheinungen zu einem wesentlichen Teile auf Assoziationen des sinnlichen Gedächtnisses, auf Verknüpfungen von Reizen des Hör- und Sehsinnes, selten etwa auch des Riech-, beim blinden Pferde Berto des Tastsinnes durchweg mit dem gewohnten Ausdrucksmittel einer kleinen Folge von

Schlägen mit den Vorderfüßen. Unter ausgesprochener Anpassung der richtigen Antworten an die instinktwertigen Gewohnheiten der Pferde. Eine Futterdressur! Auch einer Kommission wäre es schwerlich gelungen zu bestimmen, welchen Anteil zudem der Konnex auf der Grundlage der Osk. Pfungst'schen Theorie der kleinsten Bewegungen als (unbeabsichtigte) Dressurzeichen im allgemeinen oder in besonderen Fällen an dem Wunderglauben hat. Eher vielleicht, wie weit die Vorführungsanordnungen, K. Krall's suggestive Anlagen auf die Besucher zu dem bedauerlichen Erfolge beigetragen haben.

Bedauerlich! Denn schon sind Zeitschriften und Gesellschaften, die auf K. Krall und seine Schule von anbeginn kritiklos eingeschworen sind, wie Pilze aus dem Boden gewachsen. Der Krallismus scheint sich hiermit selbst außerhalb des Bereiches und Zusammenhanges mit wissenschaftlicher Forschung stellen und mehr an die Urteilslosigkeit von wissenschaftlichem Zweifel nicht berührter Kreise wenden zu wollen.

Man gebe den Pferden Befehle, welche sie zu selbständigen Handlungen leiten sollen. Sie mögen z. B., da sie doch nun einmal die Uhr und gesamte Zeitrechnung über menschliches Können hinweg beherrschen sollen, an einer Taschen-, meinetwegen auch großen Wanduhr die Spanne von etwa 10 Minuten ablesen; sie mögen dann, da sie schon am 3./4. Unterrichtstage „links" und „rechts" zu unterscheiden lernten ([3] S. 447), etwa die linksseitige Wand des Raumes aufsuchen; sie mögen dort, da sie zu lesen verstehen, unter einer Folge von Tafeln mit großen Drucklettern in ihrer Pferdeorthographie etwa jene mit dem Worte „Zucker" wählen (sei es wie immer als zkr, zukr, züqr, zuqr, czukr, sucr, szukr, zuäkr, zugchr, zuher, zukar, zuqkr, zurqr, cukr, sukkeeer, zucher, zzzzucher, zuker, zugker); sie mögen als Entgelt für ihre Bemühungen unter der Tafel Zucker zum Verschleckern finden, wenn wir ihnen nicht zu den vielen berichteten diese Willensäußerung zumuten wollen, den Zucker ihrem Lehrer auf den Unterrichtstisch zu legen.

Wir wollen gar nicht weiter komplizieren, und es mag ihnen die Befehlsfolge gesagt, auch angeschrieben werden, damit sie es nachlesen mögen. Wenn danach K. Krall und jeder andere Eingeweihte sich sofort außer Ruf-, besser Schussweite begeben, das Tun und Treiben der Pferde alsdann von bestimmt uninteressierter und zugleich unwissender Seite beobachtet wird, wenn so die Pferde der Befehlsfolge nachkommen, so sind sie „denkende" Tiere; ohne dass sie deswegen schon ethische oder ästhetische Werturteile leisten oder an wissenschaftlichen Diskussionen teilnehmen könnten.

Aber, es ist klar, dass die Pferde nichts derartig Beweisendes zu leisten vermögen; es ist nicht einmal zu glauben,

dass K. Krall oder sein Gefolge solche selbstverständlichen und von anderen Seiten bereits geforderten Anordnungen nicht sollten getroffen haben — eben mit gänzlich ausgebliebenem Erfolge. Und das kennzeichnet überhaupt den Krallismus, dass es ihm noch nie darum zu tun war, kritische Methoden auszuarbeiten oder anzuwenden.

Ich will dem monistischen Dogma von „denkenden" Tieren keineswegs ein: „Unmöglich" gegenüberstellen. Meine „Weltanschauung" — eine Erklärung an L. Plate! — würde an „denkenden" Tieren keinen Schiffbruch leiden, und ich verstehe vollkommen den Wunsch nach einer solchen „Brücke". Doch, bis heute, nach Jahren, ist uns K. Krall und seine Anhängerschaft jeden Beweis schuldig geblieben. Die wissenschaftliche Forschung hat nunmehr das Recht, vielleicht die Pflicht, an diesen Behauptungen vorüberzugehen. Sie mag zugleich der Hoffnung Ausdruck geben, dass die deutsche tierpsychologische Literatur vor weiteren Erscheinungen des unverbesserlich kritiklosen Krallismus bewahrt bleibe!

Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie und isogene Einheit.

Von J. P. Lotsy.

In dieser Zeitschrift Bd. XXXIV S. 285—294 setzt Lehmann eine Diskussion fort, welche er mit mir in der Zeitschrift für ind. Abstammungs- und Vererbungslehre angefangen hat. Diese Diskussion ist mir um so angenehmer, als sie dazu geführt hat, dass Lehmann und ich im Grunde einig sind.

Ich möchte jedoch einiges bemerken. Lehmann's Aufsatz erweckt den Eindruck, als hätte ich ursprünglich die reinen Linien als Arten definiert und als wäre ich erst später zu der Auffassung gekommen, dass das Homozygotsein das eigentliche Kriterion der Art sei.

Dem ist nun nicht so. So weit ich weiß, habe ich in meinen diesbezüglichen Publikationen nie von einer reinen Linie als Art gesprochen.

Eine sich auf reinen Linien beschränkende Artauffassung wäre denn auch sehr unvollständig, denn mit dem Begriffe „reine Linie" ist Selbstbefruchtung untrennbar verbunden und es gibt ja bekanntlich zahllose Arten, bei denen nie Selbstbefruchtung stattfindet.

In meiner ersten diesbezüglichen Publikation (Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbungslehre 1912, S. 326 ff.) gab ich noch keine

Definition des Artbegriffes, sagte aber schon „während hingegen sowohl Varietäten wie Spezies Homozygoten sind", und aus dem ganzen Aufsatze geht klar hervor, dass meiner Auffassung nach nicht Selbstbefruchtung sondern das Homozygotsein, das für die Art essentielle ist.

In meinem zweiten Aufsatze (Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin etc. Progressus rei botanicae, Bd. IV, 1913) habe ich die Art bereits definiert.

Auf S. 367 sagte ich:

„und dann können wir sagen, dass zu einer Art alle homozygote Individuen, welche aus denselben Anlagenkomplexen bestehen, gehören, oder dass alle identischen Genotypen zusammen eine Art bilden".

Dieser Aufsatz war datiert: Haarlem 12. Dezember 1912.

In meinem am 19. März 1913 auf dem 14. Nederlandschen Natuuren Geneeskundig Congres zu Delft gehaltenem Vortrage sagte ich (s. Verhandelingen p. 10):

„Tot eene soort behooren alle homozygote individuen, die uit dezelfde Genencomplexen bestaan of alle identische Genotypenvormen te samen eene soort".

Auf Deutsch: „Zu einer Art gehören alle homozygote Individuen, welche aus denselben Genenkomplexen bestehen, oder alle identischen Genotypen bilden zusammen eine Art".

In meinem am 6. Juni 1913 in der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht auf ihrer Bonner Versammlung gehaltenem Vortrage (Beitr. 1914, S. 29) sagte ich:

„So können wir denn endlich die Art definieren als die Gesamtheit aller homozygoten Individuen, welche aus denselben Genen zusammengesetzt sind".

In meiner am 1. Oktober 1913 eingesandten Théorie du Croisement" (Archives neerlandaises des Sciences exactes et naturelles Série III B, T II, p. 178, 1914) sagte ich S. 11:

„Une espèce élémentaire n'est autre chose que l'ensemble de tous les individus homozygotes de même composition génétique".

Ich habe also nicht, wie Lehmann (l. c. S. 287) zu meinen scheint, bis zu meinem am 19. Februar dieses Jahres in der Linnean Society in London gehaltenen Vortrage die reine Linie als Art bezeichnet und erst von dann an konkludiert: „Eine Art ist meiner Anschauung nach die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution", sondern eine wesentlich gleiche Definition bereits am 12. Dezember 1912 niedergeschrieben und in Progressus 1913 veröffentlicht.

An dem Lehmann'schen Missverständnisse bin ich aber nicht ganz schuldlos, denn als ich im Progressus die Art wie oben angegeben definierte fügte ich hinzu:

„und praktisch:

„Alle bei Aussaat sich, bei Anwendung der besten Beobachtungs- und Messungsmethoden in einem Worte der Johannsen'schen Methode, konstant erweisende Formen sind Arten".

Das ist nicht richtig; es hätte darauf hingewiesen werden sollen, dass solche bei Aussaat konstant bleibende Formen dennoch heterozygot sein können.

Hätte ich hier nur statt Formen, das Wort reine Linie verwendet, dann wäre es, wenn auch inkomplett, wenigstens richtig gewesen, denn es ist ganz richtig, dass „jede reine Linie als Art aufzufassen ist", denn dem Begriffe „reine Linie" ist, wie aus untenstehender Definition Johannsen's ersichtlich, das Homozygotsein inherent.

In seiner exakten Erblichkeitslehre 1909, p. 133 definiert Johannsen:

„Eine ‚reine Linie' ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen[1]) Individuum abstammen".

Es ist also eine contradictio in terminis, wenn Lehmann S. 286 sagt:

„reine Linien können ja noch hochgradig heterozygotisch sein".

Heterozygotisch kann aber keine reine Linie sein; sobald man in einer vermeintlichen reinen Linie Heterozygotismus nachweist, zeigt sich, dass man sich getäuscht hatte, als man die betreffende Kultur für eine reine Linie hielt.

Also ist zwar jede reine Linie eine Art, aber sind keineswegs alle Arten reine Linien. Der Ausdruck Art gilt, meiner Ansicht nach, für die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution, ob diese aus Selbst- oder aus Fremdbefruchtung hervorgegangen sind.

Diese Gesamtheit als Einheit anerkennen will nun auch Lehmann, deswegen sagte ich am Anfang, dass wir beiden im Grunde einig sind. Nur möchte er diese Gesamtheit lieber als „isogene Einheit" bezeichnen.

Dagegen habe ich folgendes einzuwenden. Erstens, dass der Ausdruck nicht unzweideutig ist, denn auch zwei oder mehr heterozygote Individuen können aus denselben Genen bestehen und wären dann, trotzdem sie heterozygot sind, isogen. Das hat Lehmann wohl selber gefühlt, denn auf S. 291 redet er von dem „Isogen-homozygotischen".

1) Von mir gesperrt.

Mein Artbegriff und eine „Isogenhomozygotische Einheit" würde in der Tat synonym sein; ich halte dann aber doch den Ausdruck Art für einfacher.

Zweitens aber möchte ich den Ausdruck Art in meinem Sinne auch deshalb lieber beibehalten, weil, wenn man für das „Isogenhomozygotische" eine neue Bezeichnung einführt, man den Eindruck erweckt, als hätten Linné'sche Arten irgendein Recht auf die Bezeichnung „Art". Dass sie das nicht haben, habe ich wiederholt betont.

Zu praktischen Zwecken kann man sie beibehalten etwa in demselben Sinne, wie man von einem goldenen Ringe oder von einem silbernen Löffel redet; für Evolutionstheorien sind sie unbrauchbar; diese erheischen den Begriff der reinen Art, wie oben definiert, sowie die Chemie das reine Aureum und das reine Argentum braucht. Dass ich mit Lehmann einig bin, dass man nach alledem den Artbegriff strukturell zu fassen hat, geht aus Obigem zur Genüge hervor. Dass man aber, „sobald wir der Kreuzung zwischen verschiedenen Arten artbildenden Einfluss zusprechen, den Artbegriff unmöglich unter genetischen Gesichtspunkten aufrecht erhalten kann", stimmt m. E. nicht.

Sobald ich experimentell nachgewiesen habe, dass die Art A aus der Kreuzung der Arten B und C hervorgegangen ist, habe ich doch die Genese der Art A festgestellt. Wird nun später festgestellt, dass die Art A auch aus der Kreuzung der Arten D und E hervorgehen kann, so wird gezeigt, dass sie biphyletisch entstehen kann; das ist aber doch auch noch „genetisch".

Dass aber meine Kreuzungstheorie, falls richtig, tiefgehende Änderungen in unseren Auffassungen über Verwandtschaft bringt, ist ganz richtig. Darüber sagte ich bereits in meinem am 26. März dieses Jahres in der Société botanique de France zu Paris gehaltenen Vortrage:

„La théorie du croisement est en effet très simple, mais pour la comprendre il faut arracher d'abord deux conceptions enracinées: la conception de l'espèce linnéenne dans sa signification usuelle et la conception qu'une forme nouvelle, qui ne diffère qu'en un ou peu de caractères d'une forme plus ancienne est forcément plus proche parent de cette ancienne forme qu'une forme nouvelle, qui en diffère par plusieurs caractères. Chaque croisement fait naître des arrière-enfants dont quelques uns diffèrent en un ou peu de caractères, tandisque d'autres diffèrent en plusieurs, parfois même en très grand nombre de caractères. Pourtant ils sont parents du même degré".

Auf allen diesen Punkten komme ich in einem in Bearbeitung begriffenen Buche bald zurück.

Ich glaube Lehmann und ich erkennen beide das „Isogen-homozygotische“ als Einheit an; ich möchte aber dabei bleiben, dies als „Art“ zu bezeichnen.

Nachschrift.

Oben gegebene Definition der Art hat aber keine allgemeine Gültigkeit, denn es gibt Arten, welche sich bloß ungeschlechtlich fortpflanzen können, so dass man bei ihnen nicht von Homozygoten reden kann. Sind nun vielleicht solche sich nur ungeschlechtlich vermehrende Arten eo ipso rein, d. h. besteht deren Nachkommenschaft zweifellos aus genotypisch ganz gleichen Individuen?

Das braucht keineswegs der Fall zu sein. Wir wissen nämlich, dass Heterozygoten, welche sich ungeschlechtlich, z. B. apogam fortpflanzen, eine Nachkommenschaft bilden, welche trotz äußerer Konstanz, genotypisch heterozygot und demnach artunrein ist.

Artreinheit hängt nicht davon ab, wie die Art sich fortpflanzt, sondern ein Individuum ist nur dann artrein, wenn die in ihm enthaltenen Genen nur in einer einzigen Weise zusammentreten können, nur eine einzige genotypische Kombination oder Verbindung zu bilden vermögen. Wie dieser Genensatz zusammenkommt, ist nebensächlich.

Ein reiner Organismus kann also definiert werden als ein Organismus, dessen Fortpflanzungszellen für sich allein (ungeschlechtlich oder parthenogenetisch) oder nach Verbindung mit Fortpflanzungszellen identischer Struktur (normal geschlechtlich) nur eine einzige bestimmte Genenkombination bilden können.

Solche Organismen kann man monoplektisch, ihre Fortpflanzungszellen Monoplektokonten nennen. Hingegen sind Organismen, deren Fortpflanzungszellen für sich allein oder nach Verbindung mit Fortpflanzungszellen identischer Struktur zwei oder mehrere verschiedene Genenkombinationen zu bilden vermögen. polyplektisch, deren Fortpflanzungszellen Polyplektokonten.

Allgemeine Gültigkeit hat demnach folgende Definition:

Die Art ist die Gesamtheit aller Individuen, welche sich nur durch Monoplektokonten zu vermehren vermögen, und deren Monoplektokonten die gleiche genotypische Struktur besitzen.

Haarlem, 7. Juni 1914.

Chodat, R., Monographies d'algues en culture pure.

Matériaux pour la flore cryptogamique suisse. Vol. IV, Fasc. 2, Bern 1913, 266 S. mit 201 Textfiguren und 9 farb. Tafeln. 14,40 Mk.

Chodat hat eine große Anzahl grüner Algen rein gezüchtet und bemüht sich nun, auf Grund eines physiologischen und morpho-

logischen Studiums von Flüssigkeits- und Agarkulturen mit und ohne organische Stoffe die Arten zu charakterisieren. Besonders zahlreich sind die bakterienfrei gewonnenen Formen von *Scenedesmus*, die auf festem Untergrund mannigfaltige Abweichungen von der normalen Form bilden. Häufig sind die chlorellaähnlichen Abrundungen, deren Vorkommen bei *Raphidium*, *Scenedesmus*, *Pediastrum* u. a. der Verf. für Anzeichen systematischer Verwandtschaft nimmt. Eine Familie der Scenedesmaceen (Oltmanns) soll demnach nicht vorhanden sein. Die Cönobienbildung sei kein systematisches Merkmal. Man müsse unterscheiden zwischen Pleurococcaceen, die sich durch Einschnürung der Mutterzelle teilen, und Protococcaceen, bei denen die Vermehrung durch Bildung neuer Zellen innerhalb der Wand der Mutterzelle vor sich geht. Die gehässige Art, mit der diese Anschauungen verteidigt werden, entstellt die sonst wertvolle Arbeit.

Die autotrophe Ernährung der Scenedesmusarten gelingt mit Calciumnitrat als Stickstoffquelle, vorausgesetzt, dass genug Eisen zugegen ist. Dessen Mangel soll bei Beijerinck das Misslingen verschuldet haben. Auch konnte im Gegensatz zu diesem Förderung durch Glukose beobachtet werden. Die meisten Arten verflüssigen Gelatine. Eine in älteren Kulturen häufig beobachtete Gelbfärbung rührt von Stickstoffmangel her. Auch bei Chlorella wird das Vergilben auf ein Missverhältnis zwischen Zucker- und Stickstoffernährung zurückgeführt. Die entsprechenden neueren Befunde an Blaualgen, Euglenen u. a. scheinen dem Verf. unbekannt geblieben zu sein.

Interessant sind die Versuche mit *Palmellococcus (Chlorella) variegatus*, der nach Beijerinck grüne und farblose Kolonien bilden kann. Chodat findet, dass sowohl aus den grünen wie aus den weißen Kolonien ein buntes Gemisch von tiefgrünen, einigen gelblichen und vielen erblich stabilen weißen Kolonien hervorgeht, die aber bei autotropher Ernährung alle grüne Nachkommen erzeugen können. Geht man von einer farblosen Zelle aus, so wachsen auf Pepton-Glukose-Agar mit sehr wenig Pepton (0,05%) grüne, farblose und gemischte Kolonien. Impft man von jeder der drei Sorten auf Agar mit Glukose oder mit Glukose und mehr Pepton, so erhält man im ersten Falle stets farblose, im letzteren grüne Kolonien. D. h., auch hier ist die freilich sehr labile Färbung von der Stickstoffversorgung abhängig.

Hormidium-Arten wachsen gut auf $Ca(NO_3)_2$-Agar. In Flüssigkeit übertragen bilden sie Zoosporen. Glukose fördert; im Dunkeln aber sehr langsames Wachstum. Gelatine wird schnell verflüssigt. *Haematococcus plurialis* und *Chlamydomonas intermedia* wachsen langsam auf Agar, besser in Knop-Lösung, wobei der Eisenzusatz

wieder wichtig ist. *Haematococcus* ist an verdünnte Lösungen angepasst.

Bedeutungsvoll ist die Isolierung einiger Flechtengonidien, die wegen der zahlreichen fremden Algen mit schnellerem Wachstum sehr mühsam und nur durch morphologische Vergleiche zuverlässig zu gestalten ist.

Die Algen der verschiedenen *Cladonia*-Arten erweisen sich als physiologisch gekennzeichnete Rassen. Sie wachsen üppig mit Glukose und Pepton oder Glycocoll, nicht aber ohne Zucker. Von diesen ist am besten Traubenzucker. Es folgen in absteigender Reihe Galaktose, Saccharose, Maltose. Sie erlauben auch Wachstum im Dunkeln, doch ist die Differenz zwischen Hell und Dunkel bei den besten Zuckern größer als bei den schlechteren. Das Licht muss also die Zuckerassimilation fördern. Gelatine wird verflüssigt und eignet sich sehr als N-Quelle. Organische Säuren helfen am Licht nichts, im Dunkeln erlauben sie eine schwache Vermehrung. Von anorganischen Stickstoffquellen ist Ammonchlorid am besten, schlechter Kalisalpeter, noch ungünstiger Nitrit. Beim Vergleich der Algen von Stein- und Erdflechten ergibt sich, dass die ersten schlecht im Dunkeln wachsen und mit Glukose auch im Licht leicht vergilben, die letzteren Zucker auch im Dunkeln gut ausnutzen.

Es werden noch eine ganze Anzahl anderer Algen besprochen. Dies dürften aber wohl die wichtigsten physiologischen Ergebnisse sein. Zum Schluss folgt ein Algensystem, das zu erläutern an dieser Stelle keinen Wert hätte. Die zahlreichen Textfiguren zeigen in Umrisslinien verschiedenartige Wuchsformen der kultivierten Algen, die Tafeln das Aussehen der Kolonien auf Agar.

E. G. Pringsheim.

Da wegen des Kriegszustandes die Postverbindungen teils ganz unterbrochen, teils sehr unzuverlässig sind, waren wir genötigt, einige Artikel abzudrucken ohne die betreffenden Korrekturen zurückerhalten zu haben. Wir hoffen, das fernere Erscheinen des Blattes ungestört von den Ereignissen durchsetzen zu können, bitten jedoch wegen etwa nötiger Unregelmäfsigkeiten im voraus um Entschuldigung.

Die Redaktion.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Oktober 1914. № 10.

Inhalt: **Munk**, Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. — **Mast**, Orientation in *Euglena* with some Remarks on Tropisms. — **v. Buttel-Reepen**, Dysteleologen in der Natur.

Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschliefsend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen.

Von **Max Munk**, Kiel.

Die verschiedenen periodischen Erscheinungen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie haben zu allen Zeiten die Botaniker beschäftigt, doch ist erst in neuerer Zeit eine planmäßige Erforschung dieses Gebietes angebahnt, resp. durchgeführt worden. Zunächst ist es Pfeffer gewesen, der in seinen „Physiologischen Untersuchungen 1873 (2. Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten) und später in seinen „Periodischen Bewegungen der Blattorgane“ 1875 die Mechanik und die Ursachen dieser periodischen Bewegungen dargetan hat. Außer Pfeffer ist vor allem Klebs[1]) zu nennen. Klebs hat die Rhythmik in der Entwicke-

1) Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pflanzen. Jena 1896.

Ders. Zur Physiologie der Fortpflanzung der Pilze. Jahrb. f. w. Bot., I. 1898, II. 1899, III. 1900.

Ders. Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Ders. Probleme der Entwickelung. Biolog. Centralbl., 1904.

Ders. Über die Rhythmik in der Entwickelung der Pflanzen. Heidelberger Akademie 1911.

Ders. Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biolog. Centralbl., 1912.

lung der Pflanzen untersucht und in einer großen Reihe von Arbeiten nachgewiesen, dass die Faktoren der Außenwelt allein den jeweiligen Entwickelungsgang eines Organismus bestimmen, natürlich in den durch die spezifische Struktur des Organismus gegebenen Grenzen.

Neuerdings hat nun Küster[2]) versucht, die verschiedensten periodischen Strukturen, wie Gefäßverdickungen, Panaschierung von Blättern, Zonenbildung in Rinde und Holz u. a. m. mit Diffusionserscheinungen zu analogisieren. Nur für eine solche periodische Erscheinung, für die Hexenringe bei Schimmelpilzen[3]) ist die Bedeutung der Diffusion klargelegt worden und soll in folgendem an einem speziellen Beispiel noch eingehender demonstriert werden. Diese Küster'schen Ausführungen veranlassten Klebs[4]), in seiner letzten Arbeit gegen den schon früher von Pfeffer hervorgehobenen und auch von Küster vertretenen Gegensatz zwischen autonomen und aitionomen Vorgängen Front zu machen. Wie in seinen älteren Arbeiten (1904), so sucht auch in dieser neuen Abhandlung Klebs die „autonomen" und „aitionomen" Vorgänge unter einem einheitlicheren Gesichtspunkt aufzufassen. Klebs geht dabei aus von dem, auch von Pfeffer immer wieder hervorgehobenen, allgemeingültigen Satz: „Jedes Geschehen, d. h. im speziellen jeder physiologische Vorgang, ist abhängig von den jeweils bestehenden Außenbedingungen." Wenn dem so ist, dann muss auch jede Veränderung in diesem Geschehen in letzter Linie von diesen Außenbedingungen abhängen. Diese Abhängigkeit von den äußeren Faktoren ist dann sehr einleuchtend, wenn einer Veränderung der Außenwelt eine Änderung im physiologischen Geschehen entspricht. Doch auch wenn die Außenfaktoren konstant bleiben, ja gerade dadurch, dass sie konstant bleiben, ist in bestimmten Fällen die Möglichkeit einer Änderung im physiologischen Geschehen gegeben. Klebs hat diese Auffassung bei der Besprechung des Liesegang'schen Systems angedeutet und dann in Abschnitt: „5. Der Entwickelungsgang von Pilzen und Algen" an zwei Beispielen, *Saprolegnia* und *Vaucheria*, des weiteren ausgeführt und begründet. Da gerade die periodischen Erscheinungen zeigen, wie bei Konstanz von Außenbedingungen rhythmisches Geschehen möglich ist, soll an der Hand von diesen auf die von Klebs begründete Auffassung näher eingegangen werden.

2) Küster, E. Über Zonenbildung in kolloidalem Medium. Jena 1913.

3) Munk, M. Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Centralbl. f. Bakteriolog., II. Abt., 1912.

4) Klebs, G. Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwickelung der Pflanzen. Heidelberger Akademie, 1913.

I. Entstehen der Periodizität.

Periodische Erscheinungen irgendwelcher Art können hervorgerufen werden:

Erstens infolge rhythmischer Beeinflussung eines konstant vor sich gehenden Geschehens durch die Außenwelt.

Zweitens infolge Beeinflussung eines stetigen Vorgangs durch einen oder mehrere neu hinzukommende Außenfaktoren, die nicht periodisch, sondern konstant wirken.

In der bisherigen Literatur herrscht allgemein die Auffassung vor, dass ein periodischer Vorgang eben stets durch einen zweiten periodischen Prozess bedingt sei, dass dem nicht so ist, d. h. dass auch der zweite Teil des obigen Satzes Gültigkeit hat, soll an einigen einfachen Beispielen gezeigt werden.

Eine periodische Erscheinung ist z. B. der tägliche Wechsel von Licht und Dunkelheit. Würden wir uns dauernd am selben Punkt des Weltalls befinden, dann wäre die Lichtintensität und Lichtmenge, die wir empfangen würden, eine konstante (die Konstellation der Gestirne und vor allem die der Sonne als konstant angenommen). Aber die tägliche Umdrehung der Erde um ihre Achse ist der Rhythmus, der die Zu- und Abnahme der Beleuchtungsintensität verursacht.

Dies ist ein Beispiel für den ersten Teil des obigen Satzes, für den zweiten sei folgendes angeführt: Denken wir uns einen Punkt im Raum und geben wir diesem Punkt einen Stoß, so wird sich dieser in einer geraden Linie mit konstanter Geschwindigkeit fortbewegen. Dies ist ein stetiges Geschehen, das niemals aus sich heraus, selbstregulatorisch, periodisch werden wird. Nehmen wir aber zu dem Massenpunkt noch ein Attraktionszentrum und geben jetzt dem Punkte wieder einen Stoß, der senkrecht zur Linie: Punkt—Attraktionszentrum gerichtet sein soll, so wird der Punkt das Attraktionszentrum mit konstanter Geschwindigkeit umkreisen. Dies ist ein periodisches Geschehen, wie es der zweite Teil des obigen Satzes ausdrückt. Der konstant wirkende Außenfaktor ist das Attraktionszentrum. Auch die Pendelbewegung ist ein Beispiel dafür, wo eine konstant wirkende Außenkraft, die Anziehungskraft der Erde, den Rhythmus bedingt.

Aus diesen Beispielen können wir entnehmen, dass die durch konstante Außenbedingungen hervorgerufene Periode ein primärer Rhythmus ist. Alle durch sie bedingten periodischen Erscheinungen sind sekundärer Natur. Im ersten Beispiel ist also der tägliche Wechsel von Licht und Dunkelheit ein „sekundärer Rhythmus“, während die Umdrehung eines Punktes der Erdoberfläche um die Erdachse höchstwahrscheinlich eine primäre Periode darstellt.

Einen solchen „primären Rhythmus“ haben wir auch im Liesegang'schen System vor uns. Bringt man in Wasser gelöstes Kaliumbichromat und Silbernitrat im Reagenzrohr zusammen, so wird so lange Silberchromat ausfallen, bis das System: Silberchromat-Kaliumnitrat resp. Kaliumbichromat-Silbernitrat im Gleichgewicht ist. Dies ist ein stetiges Geschehen. Wenn man aber einen Silbernitratkristall auf die Kaliumbichromatgelatine bringt, so erhalten wir ein periodisches Geschehen, den Rhythmus der Chromatringe. Die diesen Rhythmus hervorrufenden konstanten Faktoren sind vor allem die kolloidale Struktur der Gelatine, die Konzentration und die Lokalisation des Silbernitrats resp. des Kaliumbichromats.

Wie sehr die Entstehung der Silberchromatringe von der Konzentration der reagierenden Stoffe abhängt, zeigen folgende Versuche: Steigern wir z. B. die Konzentration des Kaliumbichromats in der Gelatine mehr und mehr, so werden die Chromatringe enger und enger und schließlich erhalten wir beim Auftragen eines Silbernitrattropfens überhaupt keine Ringe mehr, sondern einen gleichmäßigen relativ eng begrenzten Silberchromatniederschlag, der allerdings an der Peripherie meist stärker ist als in der Mitte. Das Kaliumbichromat ist im Überschuss vorhanden, so dass fast alles Silbernitrat sofort in Silberchromat umgewandelt wird und nur noch eine minimal geringe Diffusion von Silbernitrat nach außen stattfindet. Auch die dargebotene Menge Silbernitrat ist von großer Bedeutung für das Entstehen von Ringen. Geben wir auf eine 5%ige Kaliumbichromatgelatine einen Silbernitratkristall, so sehen wir, dass zunächst eine Kreisfläche von 5—10 mm Durchmesser aus Silberchromat entsteht und dann erst die Rhythmik der Chromatringe beginnt. Es diffundiert zu Beginn des Versuchs Silbernitrat im Überschuss, so dass Silberchromat sofort ausfällt. Erst nachdem Silbernitrat in geringerer Menge hinausdiffundiert, dauert es nach dem ersten Niederschlag einige Zeit, bis Silberchromat wieder in übersättigter Lösung vorhanden ist und ausfällt, und so den ersten Ring erzeugt.

Es liegt nahe, die primäre Periodizität der oben beschriebenen Beispiele als autonome Periodizität aufzufassen. Definiert man nämlich das System: „Massenpunkt, Attraktionszentrum, Stoß auf den Massenpunkt senkrecht zur Linie-Punkt-Attraktionszentrum“ als Einheit, so ist die Bewegung des Massenpunktes ein innerer Rhythmus eine autonome Periode, wie dies ja auch Küster für die Chromatringe des Liesegang'schen Systems hervorhebt. Die Ursachen, die diesen Rhythmus hervorrufen, sind, wenn wir obige Definition als Grundlage wählen, innere Bedingungen.

Fragen wir uns aber, wer diese inneren Bedingungen geschaffen hat, so erkennen wir ohne weiteres, dass nicht infolge des vorher konstant verlaufenden Geschehens, resp. aus diesem konstant ver-

laufenden Geschehen heraus die Bedingungen für den Rhythmus entstanden sind, sondern dass es die Außenwelt war, in diesem Falle der Experimentator, welcher diese Bedingungen für den Rhythmus zu dem sonst konstant verlaufenden Geschehen hinzugefügt hat. „Die Außenfaktoren wirken entweder zeitlich vorher oder durch ihren Intensitätsgrad" sagt Klebs (1913, p. 22). Mit anderen Worten, das, was wir oben als einheitliches System definiert haben, ist gar kein konstanter Vorgang, sondern stellt bereits ein periodisches Geschehen dar, das dauernd periodisch bleiben wird, so lange die durch die Definition gegebenen Bedingungen dieselben bleiben. Weiter unten werden wir noch einmal auf den Begriff „innerer Rhythmus" zurückkommen; hier handelte es sich vor allem um die Frage, ob aus einem konstanten Geschehen ohne Hinzutreten neuer äußerer Bedingungen, selbstregulatorisch, ein Rhythmus entstehen kann; dass dem nicht so ist, dass also der eingangs aufgestellte Satz vollauf zu recht besteht, haben diese Beispiele gezeigt. Kurz zusammenfassend können wir folgendes festhalten:

Ein konstant vor sich gehendes Geschehen kann nicht aus sich heraus, selbstregulatorisch, ein periodisches werden. Nur durch Hinzutreten neuer Außenfaktoren kann aus einem konstanten Geschehen ein neuer Rhythmus entstehen.

Im Anschluss daran sei hervorgehoben, dass die Einteilung in „äußeren und inneren Rhythmus", wie Küster sie aufgestellt (Naturwissenschaften, 1914, p. 74) besser ersetzt wird durch: „**primären** und **sekundären Rhythmus**", wie ich es in den obigen Zeilen definiert habe. Küster bezeichnet als äußeren Rhythmus einen solchen, der durch rhythmische Beeinflussung von außen zustande kommt, und als inneren Rhythmus einen solchen, der ohne rhythmische Beeinflussung von außen entsteht. Er legt das Hauptgewicht der Einteilung auf rhythmische und nichtrhythmische Beeinflussung von außen und übersieht hierbei, dass auch durch einen neu hinzugetretenen konstanten Außenfaktor ein vorher stetig verlaufendes Geschehen zu einem periodischen werden kann. Eine solche durch einen konstanten Außenfaktor bedingte Periode ist aber doch bestimmt als ein äußerer Rhythmus anzusehen. Dieser durch einen konstanten Außenfaktor erzeugte Rhythmus lässt sich nicht unter die Küster'sche Nomenklatur rubrizieren. Es ist daher zweckmäßig, die Einteilung in „primären und sekundären" Rhythmus als Haupteinteilung zu wählen. Als Unterabteilungen können dann wohl die äußeren und inneren Rhythmen beibehalten werden, je nachdem die Ursache der Periode außerhalb resp. innerhalb dessen liegt, was wir als einheitliches System definiert haben.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen haben wir nur die den Rhythmus direkt bestimmenden Faktoren im Auge gehabt und still-

schweigend vorausgesetzt, dass die diese Faktoren mitbestimmende Außenwelt von keiner Bedeutung für den Vorgang sei. Welch wichtige Rolle aber gerade diese „mitbestimmende Außenwelt“ bei dem Ablauf der Reaktion spielt, soll in folgendem klargelegt werden[5]).

Bei der Kreisbewegung des Massenpunktes um das Attraktionszentrum sind es die Stoßkraft und die Attraktionskraft, die miteinander in Wechselwirkung treten. Nur wenn keine weiteren Kräfte auf den sich bewegenden Punkt einwirken, wird die Kreisbewegung ungestört bleiben. Die „mitbestimmende Außenwelt“ für diesen periodischen Vorgang ist also der absolut leere Raum, in welchem keine weiteren Kräfte als die die Bewegung hervorrufenden vorhanden sind. Nur durch das Konstantbleiben dieser „Außenwelt“, resp. gerade durch das Konstantbleiben, wird der Rhythmus ermöglicht.

Auch beim Liesegang'schen System sind es in letzter Linie zwei Prozesse, die den Rhythmus bedingen: der chemische Prozess, die Entstehung des Silberchromats, und der physikalische, die Diffusion der reagierenden und entstandenen Stoffe. Durch die Wechselwirkung dieser beiden Vorgänge entsteht der Rhythmus der Chromatringe. Nur wenn diese beiden Prozesse von der „mitbestimmenden Außenwelt“ nicht beeinflusst werden, kann der Rhythmus ungestört ablaufen. Betrachten wir hier nur die den Diffusionsvorgang „mitbestimmenden Faktoren“, so sind es vor allem die Temperatur und die absolute Ruhe, die während der Dauer des Versuchs herrschen muss. Wähle ich die Temperatur etwa so hoch, dass die Gelatine flüssig wird, und beeinflusse den Diffusionsvorgang so, dass durch dauerndes Umschütteln und Umrühren in jedem Zeitmoment die Konzentration des Silberchromats in der ganzen Gelatine gleich und konstant ist (natürlich ist dann in den verschiedenen Zeitmomenten die Konstanz eine verschiedene, denn das Diffusionszentrum lasse ich ungestört), dann werde ich nie einen Rhythmus von Silberchromatringen erhalten. Das Silberchromat wird, wenn es die Grenzkonzentration erreicht hat, gleichmäßig in der ganzen Gelatine ausfallen, wie es ja auch im Reagenzrohr geschieht, wo der die Periodizität bestimmende Faktor „Diffusion“ aufgehoben ist.

Aus diesen Beispielen geht zur Genüge hervor, dass wir irgendein Geschehen eben nur im Zusammenhang mit der Außenwelt verstehen können. Wenn also Küster hier von „Selbstdifferenzierung“

5) Vergl. Oskar Hertwig. Allgem. Biologie, 1906, p. 138—140. Oskar Hertwig hebt dort hervor, dass es nie eine einzige Ursache einer Wirkung geben kann und dass es stets dialektische Kunstgriffe seien, die eine solche einzige Ursache herausheben.

und „autonomem „Rhythmus“ spricht, so will er offenbar nichts weiter als darauf hinweisen, dass auch die beim Organismus als „autonom“ oder als „Selbstdifferenzierung“ bezeichneten Vorgänge mit chemisch-physikalischen Reaktionen in Zusammenhang gebracht werden können[5a]). Nun wird aber der Chemiker, resp. Physiker, um das Liesegang'sche System zu erklären, niemals den Begriff „Selbstdifferenzierung“ oder „autonomer Rhythmus“ schaffen, denn obwohl Roux[6]) den Begriff „Selbstdifferenzierung“ und Pfeffer[7]) den Begriff „autonom“ in rein mechanistischer Weise definiert haben, so haftet ihnen eben doch noch eine Spur vitalistischer Auffassung an. Die Hauptbedingung, welche diesen beiden Definitionen zugrunde liegt: „Die Konstanz der Außenwelt“, kann zu leicht missverstanden werden. Man läuft Gefahr, dass diese konstante Außenwelt überhaupt nicht das Geschehen im Organismus beeinflusst, so dass man glaubt, einen von der „mitbestimmenden Außenwelt“ absolut unabhängigen „autonomen“ Prozess vor sich zu haben. Um diesen Missverständnissen auszuweichen, ist es am zweckmäßigsten, Begriffe wie „autonom“ und „Selbstdifferenzierung“ überhaupt zu vermeiden. Wenn wir einmal den Organismus als chemisch-physikalisches System auffassen, so dürfen wir auch keine anderen Kräfte als die, welche der Chemiker und Physiker kennt, in dieses System hineinlegen.

Es liegt nun allerdings in der Natur unseres Untersuchungsmaterials und an den uns zur Verfügung stehenden Methoden, dass wir scheiden müssen zwischen inneren und äußeren Bedingungen. Es ist deshalb sehr wichtig, dass wir uns stets bewusst bleiben, dass diese Trennung eine rein künstliche ist, dass sie abhängig ist von dem, was wir als einheitliches System definiert haben. Im Grunde genommen ist für irgendeinen beliebigen Einzelvorgang in der Kette des Geschehens beim Organismus das vorhergehende Glied der Kette auch äußere Ursache für das nächstfolgende, wie die Temperatur oder die Orientierung im Raum etwa es ist. Aber all diese Ursachen und Wirkungen sind chemisch-physikalischer Natur; nirgends dürfen wir, wenigstens beim Stand unserer heutigen Erkenntnis, zur Erklärung dieses Geschehens im Organismus von Selbstdifferenzierung oder gar von einem ordnenden Prinzip von

---

5a) Küster. Über rhythmische Strukturen im Pflanzenreich. Die Naturwissenschaften, 1914, p. 73 und 74.

Jost. Referat über: „Klebs: Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwickelung der Pflanzen.“ Zeitschr. f. Botanik, 1914, Bd. 6, p. 171.

6) W. Roux. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie, 1885, Bd. 21, p. 423.

Ders. Die Entwickelungsmechanik ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik, Heft I, p. 172 und 179—182.

7) W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie, 1904, II, p. 161 und p. 388.

Entelechie (Driesch) sprechen. Diese chemisch-physikalische Auffassung des Organismus ist natürlich nur unter dem Gesichtspunkt berechtigt: für unsere Forschung ein Prinzip zu schaffen, mittels welchem wir durch exakt experimentelle Methoden die Lebensvorgänge studieren können. Dabei lassen wir die Frage offen, ob dies restlos möglich ist oder nicht.

Was nun die Forschungsmethoden selbst anbelangt, so müssen wir uns heute noch mehr oder weniger darauf beschränken, die Einwirkung der als „äußerer Faktoren" bezeichneter Bedingungen auf den Organismus zu studieren. Doch auch das, was man allgemein als „innere Bedingungen" bezeichnet, ist zum Teil schon untersucht und in Angriff genommen. Ich weise hier nur auf das große Gebiet der Korrelationen hin. Ferner verspricht uns das Studium der Gallen[8]) und organoiden Missbildungen noch manch unerwarteten Aufschluss zu geben. Auch die vergleichende experimentelle Morphologie zeigt uns vielfach Wege, auf welchen wir zu einer tieferen Einsicht in die Struktur der „inneren Bedingungen" gelangen können. So hebt Goebel[9]) in seiner Organographie hervor, dass viele spezifisch gestaltete Organe, die heute ohne eine direkt-erkennbare Einwirkung der Außenwelt auftreten, erblich fixierte einstmals durch äußere Faktoren veranlasste Bildungen sind. Auch das ganze Forschungsgebiet über Vererbung erworbener Eigenschaften (Hansen, asporogene Rasse von Hefen; Klebs, Variation von *Sempervivum*) geht darauf hinaus, einen Einblick in die Konstellation der inneren Bedingungen zu erhalten.

Wir haben die Folgerungen, die wir aus dem Liesegang'schen System entnehmen konnten, übertragen auf den Organismus, indem wir diesen als ein chemisch-physikalisches System definierten. Es bleibt uns hier noch die Aufgabe, die speziell für das Liesegang'sche System erwiesene Wirkung einer konstanten Außenwelt auf den Reaktionsverlauf auch auf den Organismus zu übertragen. Beim Liesegang'schen System haben wir gesehen, dass nicht nur für ein stetiges Geschehen, sondern auch für einen primären Rhythmus eine gewisse konstante Konstellation der „mitbestimmenden Außenfaktoren" notwendige Bedingung zum Bestehen dieses Rhythmus ist.

Fragen wir uns also ganz allgemein: Wie haben wir uns die Veränderungen beim Organismus zu erklären, die bei relativer Konstanz der Außenbedingungen eintreten? Als konkretes Beispiel, an der Hand dessen wir die folgenden Deduktionen machen wollen, wählen wir etwa eine Pilzhyphe. Diese stellt ein sehr kompliziertes

8) Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie, 1903.
Ders. Die Gallen der Pflanzen, 1911.
9) Goebel. Organographie, 1898, p. 186, Beeinflussung der äußeren Reize.

chemisch-physikalisches System vor, in welchem die verschiedensten Prozesse nebeneinander herlaufen und ineinander übergehen. Es sind vor allem zwei Kategorien von Vorgängen, die wir in der lebenden Zelle antreffen: aufbauende und abbauende Prozesse. All diese chemischen und physikalischen Reaktionen sind in letzter Linie abhängig von der Außenwelt: Es gelingt daher mit Hilfe gewisser Konstellationen der Außenbedingungen die Vorgänge innerhalb der Zelle zu regulieren und zu bestimmen, natürlich immer in den durch die spezifische Struktur der Pflanze selbst gezogenen Grenzen. Vor allem hat hierfür Klebs und seine Schule eine Menge von Beispielen und Beweisen erbracht. So gelingt es bei unserer Pilzhyphe, z. B. durch ständige Zufuhr einer bestimmt gearteten Nährlösung, diese dauernd bei vegetativem Wachstum zu erhalten. Erst eine Änderung in den Außenfaktoren kann sie zur Fruktifikation bringen. Bleiben diese Außenfaktoren in der Folgezeit konstant, so hält auch die Fruktifikation an, so lange die aufgespeicherte Nahrung ausreicht (Beispiel: gut ernährtes Mycel von *Saprolegnia* in Wasser gebracht).

Wir sehen daraus, dass durch Konstanthalten einer gewissen Konstellation der Außenbedingungen das Geschehen innerhalb eines Organismus ebenfalls in einer konstanten Weise bestimmt werden kann. Da wir aber die chemischen und physikalischen Vorgänge innerhalb der Zelle so gut wie gar nicht kennen, so ist es mehr oder weniger Zufall, wenn wir eine solche Konstellation der Außenfaktoren gefunden haben, deren Konstanz eine Konstanz der Innenbedingungen nach sich zieht. In vielen Fällen ist uns dies noch gar nicht oder nur teilweise gelungen, und so sehen wir, dass trotz konstant bleibenden Außenbedingungen eine allmähliche Änderung in den Innenbedingungen stattfindet, so dass wir in dem bisher relativ gleichförmigen Geschehen plötzlich bei voller Konstanz der Außenwelt eine Änderung eintreten sehen.

Ein Vergleich mit dem Liesegang'schen System liegt nahe. Dort sahen wir, dass gerade die Konstanz der Außenbedingungen eine Änderung in den Innenbedingungen verursacht hat, die dann plötzlich das Ausfallen des Silberchromatringes hervorrief. Auch für das sehr komplizierte System einer Pflanzenzelle können wir uns diese Wirkung konstanter Außenfaktoren, welche eine Veränderung der inneren Bedingungen hervorrufen, auf ähnliche Weise klar machen. Es ist z. B. denkbar, dass infolge einer bestimmten, konstanten Konstellation der Außenbedingungen die Eiweißproduktion in der Zelle relativ mehr gefördert wird, als die Produktion all der übrigen die Zelle zusammensetzenden Stoffe, so dass wir eine allmähliche Änderung in dem Verhältnis: „Eiweiß: Rest der die Zelle zusammensetzenden Stoffe“ erhalten. Anfangs mag diese Veränderung noch so gering sein, dass sie sich in der Form und in den

physiologischen Prozessen des Organismus noch nicht zu erkennen gibt. Erst nach einiger Zeit, vielleicht nach Jahren erst ist dies Verhältnis ein solches geworden, dass jetzt der Organismus auf die sich konstant gebliebenen Außenfaktoren plötzlich anders reagiert. Vielleicht ist auf diese oder ähnliche Weise das plötzliche Auftreten von Mutationen, der eigentümliche geotropische Stimmungswechsel der Blüten- resp. Fruchtstiele von *Papaver* und *Tussilago* und andere analoge Erscheinungen mehr zu erklären. Jedenfalls lässt sich auf diese Art noch eine Menge von Beispielen ausspinnen, die alle das eine zeigen: dass gerade infolge der Konstanz der Außenbedingungen eine Entwickelungsänderung hervorgerufen wird. Umgekehrt ist es ebenso leicht denkbar, dass eine Veränderung in den Außenbedingungen keine Veränderung im organischen Geschehen nach sich zieht, wie etwa die Schwankungen des Luftdrucks auf das Liesegang'sche System von keiner Bedeutung sind.

Wir erkennen daraus, dass die Schlussfolgerungen, die wir aus dem Liesegang'schen System gezogen haben, auch für den Organismus von voller Gültigkeit sind. Wollen wir also bei der Erforschung der Lebenserscheinungen in den Schranken bleiben, die uns das Kausalprinzip weist, so dürfen wir in Zukunft nicht mehr von „selbsttätig geschaffenen" Bedingungen reden, denn es ist, wie die obigen Ausführungen zeigen, jedes Geschehen der Pflanze auf die Wirkung von Außenfaktoren, welche diese auf die „Inneren Bedingungen" ausüben, zurückzuführen. Aus diesem Grunde ist der Begriff „autonom" von keiner allgemeinen Bedeutung, sondern ein relativer Begriff und als solchen hat ihn auch Pfeffer[10]) definiert. Pfeffer sagt in seinen Untersuchungen über die Schlafbewegungen der Blattorgane[11]): „Nur zur Kennzeichnung, dass sich ein uns entgegentretendes Geschehen bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielt, habe ich, ohne irgendeine andere Voraussetzung, die Bezeichnungen „autonom" oder „autogen" benutzt. Dabei ist zudem nachdrücklichst betont, dass es eine von der Außenwelt unabhängige Tätigkeit überhaupt nicht gibt, dass ferner durch die selbstregulatorische Änderung der inneren Konstellationen wiederum die Wechselwirkungen mit den Außenbedingungen fortwährend modifiziert werden, so dass diese hierdurch eine andere Wirkung und Bedeutung für den Organismus erhalten." Pfeffer benützt also den Begriff „autonom" nur zu Zwecken der Einteilung, um Vorgangsänderungen, die bei konstanten Außenfaktoren eintreten, von solchen zu trennen, die durch Verschiebungen in den Außenkonstellationen hervorgerufen werden. Klebs verwirft den Begriff „autonom" und

10) Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 1904, II, p. 161, 388.

11) Ders. Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. 1907, p. 450, Kgl. sächs. Ges. d. Wiss.

fasst die Wirkung der Außenfaktoren auf die Entwickelung der Pflanzen viel allgemeiner auf, und zwar vor allem deshalb, „um die Probleme in eine experimentell angreifbare Form zu bringen“ (Klebs, 1913, p. 45). Im Grunde genommen berühren sich hier die Anschauungen von Pfeffer und Klebs, nur ist die Fragestellung bei Klebs eine viel einfachere, indem er Begriffe wie „autonom“, „selbstregulatorisch“, Selbstdifferenzierung vermeidet und zwar deshalb vermeidet, weil diese Begriffe zu leicht missverstanden und dann in vitalistischem Sinne gedeutet werden. Auch wir stellen uns hier auf den Boden der Klebs'schen Anschauung, denn nur dadurch gelingt es, das ganze Gebiet der autonomen Vorgänge und vor allem zunächst das Gebiet der primären periodischen Erscheinungen auf exakt, experimentelle Weise zu untersuchen. Unter Berücksichtigung der obigen Ausführungen sind zwei Möglichkeiten vorhanden, unter denen im Organismus ein primärer Rhythmus entstehen kann:

1. Die Bedingungen für den Rhythmus sind schon von vornherein im System des Organismus (der Zelle) enthalten:

a) Die Konstellation der Außenwelt ist derart, dass diese Bedingungen nicht sofort in Wirkung treten. Erst nachdem die konstante Außenwelt eine gewisse Veränderung in den inneren Bedingungen hervorgerufen, beginnen die den Rhythmus bedingenden Faktoren ihre Tätigkeit aufzunehmen. (Vielleicht kann hierfür der Rhythmus der Zell- und Kernteilung als Beispiel angesehen werden?)

b) Die den Rhythmus erzeugenden inneren Bedingungen werden dadurch zur Wirksamkeit angeregt, dass eine Änderung in den Außenfaktoren eintritt, die dann in der Folgezeit konstant anhält. (Vielleicht ist die Wirkung der Schwerkraft auf die Zirkumnutationen der Sprosse von Schlingpflanzen, der Ranken, der Stolonen von *Mucor stolonifer* auf diese Weise zu erklären?)

2. Die Bedingungen für den Rhythmus sind von vornherein nicht im System des Organismus enthalten.

a) Die Außenfaktoren bleiben konstant, die Folge dieser Konstanz ist eine Veränderung der Innenbedingungen, welche dann den Rhythmus verursachen.

b) Die Außenfaktoren ändern sich, bleiben aber nach der Änderung konstant, dann ist es der neu hinzugetretene Außenfaktor, welcher die Periode hervorruft (Beispiel hierfür sind die Hexenringe.)

Die unter 1. angeführten Beispiele sind rein hypothetischer Natur und die unter Rubrik a und b ausgeführten Möglichkeiten

---

11a) S. V. Simon. Studium über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. w. Botanik, 1914, Bd. 54, p. 71.

zeigen deutlich die Abhängigkeit dieser Rhythmen von der Außenwelt. Was zunächst die Zellteilung anbelangt, so ist es für die Erforschung der Ursachen der Zellteilung vielleicht günstiger anzunehmen: die Zelle besitzt die Fähigkeit, eine Zellwand zu bilden, wann und wo dies geschieht, bestimmt die Außenwelt; und bei den Zirkumnutationen der Schlinggewächse hat der Spross die Fähigkeit zu wachsen, dass dieses Wachstum einseitig geschieht, bestimmt die Schwerkraft. Mit anderen Worten: Es hat den Anschein, als ob der Fall, dass die den Rhythmus bedingenden Faktoren schon im Organismus enthalten sind, gar nicht verwirklicht ist. Zu einem ähnlichen unentschiedenen Resultat ist Simon[11a]) gekommen auf Grund seiner Studien an Tropengewächsen. Simon glaubt einerseits gefunden zu haben, dass der Rhythmus zwischen Ruhe- und Vegetationsperiode ein „autonomer Rhythmus" sei, in der spezifischen Struktur des Organismus begründet, andererseits hebt er aber deutlich hervor: „Die spezifische Struktur entscheidet aber offenbar nicht darüber, wann die Pause in der Entwickelung eintritt und wie lange Zeit sie währt. Dies bestimmen einerseits die äußeren Faktoren, andererseits die Korrelationen innerhalb der Pflanzen, sowie vielleicht die von Klebs als innere Bedingungen bezeichneten intrazellulären Vorgänge." Dies ist aber eine inkonsequente Beurteilung der periodischen Vorgänge. Denn, wenn die Periodizität in der spezifischen Struktur begründet liegt, so tritt sie mit derselben Bestimmtheit ein, wie etwa ein Pendel nach Beendigung des einen Ausschlags seine Bewegungsrichtung umkehrt und nach der anderen Seite ausschlägt, ohne dass ich ihm dabei einen Stoß nach dieser anderen Richtung geben muss (äußerer Faktor). Wenn Simon aber durch die Außenfaktoren die Zeit bestimmen lässt, zu welcher z. B. die Ruheperiode eintritt, so stellt er sich damit auf den Klebs'schen Standpunkt, der für diesen speziellen Fall etwa lauten würde: Es liegt in der spezifischen Struktur und in den inneren Bedingungen der Pflanzen, dass sie die Fähigkeit besitzt, das Laub abzuwerfen. Wann dies Abwerfen geschieht, wird durch die Außenwelt bestimmt. Wir sehen also, eine Vereinigung der Anschauungen von Schimper und Klebs, wie sie Simon anstrebt, lässt sich schwerlich konsequent durchführen.

Jedenfalls zeigen diese Ausführungen so viel, dass wir für den Fall, für den die den Rhythmus bedingenden Faktoren innerhalb des Organismus zu suchen sind, keine festen Belege haben, ja dass die unter diesem Fall bei 1 angeführten Beispiele sich ebenso gut, wenn nicht noch besser unter 2 einordnen lassen, d. h. dort, wo die den Rhythmus bedingenden Faktoren äußere sind. Die weitere Forschung muss diese Unsicherheit zu klären suchen. Soviel wir heute von diesen Vorgängen kennen, hat es den Anschein, als ob

innerhalb des Organismus von vornherein keine Bedingungen vorhanden seien, die einen primären Rhythmus hervorrufen.

II. Über das Wesen der Periodizität.

Wir müssen uns nun fragen: Worin besteht der Unterschied zwischen periodischen und nichtperiodischen Vorgängen. Fassen wir zunächst das Endresultat ins Auge, so erkennen wir, dass sowohl beim periodischen wie beim konstanten Geschehen das Endergebnis dasselbe ist. Im ersten Beispiel, der Bewegung eines Massenpunktes, ist für die Zeit $= \infty$ die zurückgelegte absolute Raumstrecke dieselbe auf der geraden Linie sowohl wie auf dem Kreis. Dasselbe gilt für das Liesegang'sche System. Setzen wir wieder die Zeit $= \infty$, so ist das Ergebnis eine bestimmte Menge Silberchromat, die sowohl im Reagenzrohr wie auf der Gelatineplatte entstanden und ausgefallen ist. Nicht im Endergebnis, sondern in der Art und Weise des Geschehens liegt der Unterschied zwischen periodischen und nichtperiodischen Vorgängen.

Bei der Bewegung des Massenpunktes um ein Attraktionszentrum besteht die Periode darin, dass der sich bewegende Punkt einen beliebig herausgegriffenen Punkt der Bahn mehrmals nach bestimmten, in unserem Falle gleichen Zeiten berührt, d. h. dass er sich von diesem Punkt nach der einen Richtung hin entfernt, um sich ihm von der anderen Seite wieder zu nähern. Die Periode ist hier also eine sich wiederholende Zu- und Abnahme der Entfernung des sich bewegenden Punktes von einem bestimmten, beliebig herausgegriffenen, festen Punkt der Bahn. Soll dies noch anschaulicher gemacht werden, so projiziere man das Ganze auf einen Durchmesser der Bahnkurve (Kreis), wodurch man das mathematische Pendel erhält.

Im zweiten Falle, dem Liesegang'schen System, besteht die Periode in der Zu- und Abnahme der Konzentration des Silberchromats (Klebs, 1913, p. 41).

Kurz, der Unterschied zwischen nichtperiodischen und periodischen Erscheinungen besteht darin, dass zur Erreichung eines bestimmten Endresultats das eine Mal ein stetig fortlaufendes, resp. stetig zu- oder stetig abnehmendes Geschehen vorliegt, das andere Mal, im Falle der Periode, eine Aneinanderreihung von Zu- und Abnahme des Geschehens mehrere Male auf dem Gesamtwege der Reaktion eintritt.

III. Hexenringe.

Die physiologische Forschung muss bei der Erklärung der periodischen Erscheinungen den umgekehrten Weg gehen, den wir hier gegangen sind. Sie hat zunächst das Wesen der Periodizität festzustellen, hernach hat sie nachzusehen, ob diese Periode eine

sekundäre oder primäre ist. Ist es eine sekundäre, so ist mit der Periode der Außenfaktoren der Rhythmus des physiologischen Prozesses erklärt. Ist es eine primäre Periode, so ist nachzusehen, welcher von den oben angeführten Fällen vorliegt.

Dieser Weg soll nun gegangen werden bei der Erklärung der Hexenringe, die Schimmelpilze auf Agar- oder Gelatineplatten bilden.

Aus früherem[12]) ist bekannt, dass die verschiedensten Schimmelpilze auf Temperatur-, Licht- und Transpirationswechsel mit der Bildung von Hexenringen reagieren. Dies ist eine Periodizität sekundärer Natur und soll uns deshalb hier nicht weiter beschäftigen. Doch gelang es auch bei relativ konstanten Außenbedingungen Hexenringe hervorzurufen. Diese primäre Periodizität an einem speziellen Beispiel des Näheren zu erläutern, wird vor allem die Aufgabe der folgenden Untersuchung sein.

Schon in meiner ersten Untersuchung über die Bedingungen der Hexenringbildung habe ich auf die Ähnlichkeit dieser mit dem Liesegang'schen System hingewiesen[13]). Die dort gegebene Erklärung der Entstehung der Hexenringe bei relativ konstanten Außenbedingungen (Munk, 1912, p. 359—60) wird in ihren Grundzügen auch in folgendem aufrecht erhalten, und neue experimentelle Beweise sollen die Wahrscheinlichkeit ihres Bestehens vergrößern. Eine Vermutung nur, nämlich die, dass die Ausscheidungsprodukte von geringer Bedeutung für die Hexenringbildung sind, muss auf Grund späterer Untersuchungen[14]) als unrichtig angesehen werden. Diese damalige Vermutung stützte sich auf einen Versuch, der mit einer 12 Wochen alten gebrauchten Nährlösung gemacht wurde. Offenbar waren in dieser Nährlösung die in Frage kommenden Ausscheidungsprodukte schon zersetzt und umgewandelt, daher der negative Erfolg des Versuchs. Neuere Untersuchungen[15]) haben nun für eine koremienbildende *Penicillium* spec., für *Penicillium variabile* ad.

12) Munk, M. Bakteriolog. Centralbl., 1912. II. Abt. Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen.

13) Es war ein Zufall, welcher mich auf diese Erklärungsmöglichkeit brachte. Zurzeit meiner Untersuchungen machte Buder, damals Assistent am botan. Institut zu Heidelberg, Versuche über Chemotropismus der Wurzeln Diese stellte er an so, dass er die Wurzeln in Gelatine eingoss. In der Gelatineplatte befand sich eine zylindrische Höhlung zur Aufnahme der chemotropisch wirksamen Substanz. Brachte er hier hinein etwa $(NH_4)_2HPO_4$, so diffundierte dieses hinaus in die Gelatine und bildete dort mit den Ca-Salzen der Gelatine Liesegang'sche Ringe. Buder, der diese Erscheinung auch noch nicht kannte, wies mich auf diese „anorganischen Hexenringe" hin und Herrn Prof. Dr. Bredig verdanke ich die freundliche Aufklärung und Literaturangabe über diese Zonenbildung. Beiden Herrn sei auch hier wiederholt mein aufrichtigster Dank ausgesprochen.

14) Munk, M. Über die Bedingungen der Koremienbildung bei *Penicillium*. Mycolog. Centralbl., 1912, Bd. I, 387.

15) Munk, M. L. c. Mycolog. Centralbl., 1912.

int. (Wehmer)[16]) dargetan, dass es bestimmte Ausscheidungsprodukte, vielleicht Alkohole sind, welche die Koremienbildung hervorrufen. Schon Küster[17]) hat die Vermutung ausgesprochen, dass es event. Ausscheidungsprodukte sein könnten, die die Koremienbildung bedingen. Wie diese Ausscheidungsprodukte wirken und ob die Alkohole die einzigen Stoffe sind, welche den Pilz zur Koremienbildung veranlassen, ist bis heute noch unaufgeklärt.

In folgendem wollen wir absehen von den sich hier aufwerfenden Fragen über die spezifische Wirkung von Stoffen auf die Formbildung und nur die nackten Befunde über die Ursachen der Koremienbildung verwenden, um die Entstehung der Hexenringe bei konstanten Außenbedingungen eingehender zu erklären.

Lassen wir bei konstanter Temperatur von 25° C. im Dunkelkasten *Penicillium variabile* auf einem relativ guten Nähragar (0,2% KNO_3 + 0,1% $MgSO_4$ + 0,2% K_2HPO_4 + 3—5% Glukose + 2% Agar) von einem zentralen Impffleck aus in einer Kreisfläche wachsen, so erhalten wir folgendes Bild: Im Innern der Kreisfläche werden ausschließlich Konidien gebildet, je älter aber die Kulturen werden, d. h. je mehr wir nach der Peripherie der Petrischale rücken, um so häufiger treten anfangs noch höckerförmige, später aber ganz deutlich sich abhebende Koremien auf. In manchen Kulturen, allerdings sehr selten, kann man sogar an der Peripherie der Mycelfläche eine gewisse ringförmige Anordnung der Koremien beobachten. Wie schon oben hervorgehoben, beruht diese Entstehung und Anordnung der Koremien auf der Produktion von Ausscheidungsprodukten, deren Wirksamkeit erst bei einer bestimmten Konzentration und beim Wegfallen gewisser hemmender Faktoren (Säure) sich deutlich zeigt.

Zunächst versuchte ich eine größere Menge dieser Ausscheidungsprodukte herzustellen. Ich kultivierte das *Penicillium variabile* auf der oben angegebenen Nährlösung während der Dauer von 3 Wochen. Hierauf destillierte ich die von der Pilzdecke abfiltrierte Lösung. Nach 10 Minuten langem Sieden wurde die Destillation abgebrochen. Das so erhaltene Destillat wurde einer 3 Tage alten Agarkultur zugegeben. Zu diesem Zwecke wurde am Rande der Agarscheibe ein Stück Agar steril herausgeschnitten und in die so entstandene Vertiefung das Destillat hineingegossen. Die im Destillat enthaltenen Ausscheidungsprodukte konnten auf diese Weise durch den Agar hindurchdiffundieren und auf das Wachstum der Pilzdecke einwirken. Der Erfolg dieser Versuche war ein sehr geringer. Erstens war es sehr schwierig steril zu arbeiten, so dass

16) Wehmer, C. Über Variabilität und Speziesbestimmung bei *Penicillium*. Mycolog. Centralbl., 1913, p. 195.

17) Küster, E. Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen, 1907, p. 118.

oft die Versuchsplatten durch Neuinfektion verunreinigt wurden. Beim Öffnen und Schließen der Petrischalen wurden, auch im Impfkasten, von der bereits vorhandenen Sporendecke einzelne Sporen auf die Agarplatte geweht und störten so durch ihre Keimung und Entwickelung die Versuche. Zweitens waren offenbar die Ausscheidungsprodukte nur in sehr geringer Menge im Destillat enthalten, so dass auch in den rein gebliebenen Kulturen kein großer Unterschied von den nicht mit Ausscheidungsprodukten versehenen Agarplatten zu konstatieren war. Vielleicht waren auch die zur Koremienbildung nötigen Ausscheidungsprodukte überhaupt nicht im Destillat enthalten. Zwar lassen die oben angeführten Untersuchungen vermuten, dass die in Betracht kommenden Ausscheidungsprodukte Alkohole sind, deshalb versuchte ich mittels der Jodprobe im ersten Destillat der gebrauchten Nährlösung Alkohol nachzuweisen, und in der Tat zeigte der charakteristische Jodoformgeruch geringe Mengen von Alkohol im Destillat an. Gab ich nun statt den Ausscheidungsprodukten Äthylalkohol den Agarkulturen zu, so entstanden schon nach kurzer Zeit die schönsten Koremien, die in allen Versuchen in deutlichen Ringen angeordnet waren. Der zugegebene Äthylalkohol hatte eine Konzentration von 20—25%. Eine einmalige Zugabe dieses genügte stets, um mehrere Ringe hervorzubringen.

Um die Bedeutung der Ausscheidungsprodukte noch weiter zu demonstrieren, ließ ich zwei Mycele desselben Pilzes einander entgegen wachsen. Während diese bis zur Stelle ihres Zusammentreffens die Mycelfläche gleichförmig mit Konidien bedeckten, geschah dies von hier an fernerhin in Ringen, die fast ausschließlich aus Koremien bestanden. Die Abstände der einzelnen Ringe nahmen in zentrifugaler Richtung zu. Auch dauerte es oft sehr lange (1 Woche), bis nach dem letzten Ring der nächste sich anlegte.

Außer dem *Penicillium variabile* hatte ich noch andere koremienbildende Penicillien in Kultur. Herr Prof. Dr. C. Wehmer hatte die Freundlichkeit, mir diese zu übersenden, wofür ihm auch an dieser Stelle der herzlichste Dank ausgesprochen werden soll. Auch bei diesen anderen koremienbildenden *Penicillium*-Formen, ferner bei *Botrytis* und *Hypocrea rufa* konnte durch Zusammenwachsen von Mycelien Ringbildung hervorgerufen werden. Ob beim Entstehen der Fruchtringe die Ausscheidungsprodukte die entscheidende Rolle spielen, ist durch obige Versuche nicht erwiesen. Eine größere Wahrscheinlichkeit besitzt die Annahme, dass durch den gegenseitigen Nahrungsentzug die Frucht und damit auch die Ringbildung verursacht wird[18]). Nur bei den koremienbildenden *Penicillium*-Formen wirkt wahrscheinlich der Reiz zur Koremienbildung mit

18) Munk, M. Bacteriol. Centralbl., II. Abt., 1912, p. 364.

bei der Anlage der Fruchtringe. So dass wir uns also die Koremienringe folgendermaßen entstanden denken müssen: der Nahrungsentzug bewirkt erhöhte Fruktifikation, bedingt also die Anlage des Ringes, die Ausscheidungsprodukte veranlassen, dass die Form der Früchte Koremien sind.

Bei der Untersuchung über die Bedingungen der Koremienbildung von *Penicillium variabile* hat sich weiter ergeben, dass die vom Pilz produzierte Säure die Koremienentwickelung hemmt. Zusatz von Alkali hebt diese Wirkung der Säure auf und fördert somit indirekt die Koremienbildung.

Impft man daher das *Penicillium variabile* auf den üblichen Nähragar und umfährt nach 3 Tagen etwa, am Glasrand der Petrischale entlang, die Agarplatte mit einer Stange Ätznatron oder Ätzkali 1—2mal, so wird zentripetal, d. h. der Wachstumsrichtung des Pilzes entgegen ein Diffusionsstrom von Alkali stattfinden. Die Folge davon ist, dass die Wirkung der Säure allmählich aufgehoben wird. Es entstehen typische Koremien, die sich nacheinander in mehreren Ringen anordnen. Um festzustellen, wie die Stelle im Agar reagiert, an der die Ringe und die Koremien angelegt werden, wurde dem Agar Lackmus beigemengt. Es zeigte sich hierbei, dass stets an der Grenze zwischen roter und blauer Farbe, also in der neutralen Zone, die Ringe und die Koremien sich bilden.

Wurde eine solche *Penicillium*-Kultur ungleich stark mit dem Ätznatronstifte umfahren, so dass wir auf der einen Hälfte der Agarplatte etwa doppelt so viel KOH als auf der anderen hatten, so waren die Ringe auf der Seite, wo sich mehr Natronlauge befand, weniger zahlreich und dichter als auf der anderen Seite. Die Folge davon war ein Anastomosieren der Ringsysteme, wie es ähnlich auch Küster[19]) bei seinen Diffusionsversuchen mit Silbernitrat auf der Chromatplatte beschreibt.

Auch die anderen koremienbildenden *Penicillium*-Spezies bildeten bei der gleichen Behandlung mit Alkali Koremienringe. Ebenso bildeten *Aspergillus niger*, *Hypocrea rufa* und *Botrytis* typische Fruchtringe, wenn man vom Rande der Agarplatte her zentripetal Alkali diffundieren lässt. Bei *Hypocrea* konnte sogar auf diese Weise ein exzentrischer Fruchtring hervorgerufen werden, d. h. ein Fruchtring, der nicht konzentrisch war mit der Mycelperipherie.

Gibt man bei den Kulturen von *Penicillium variabile* dem Agar von vornherein Alkali zu, so entstehen infolge der Säureproduktion des Pilzes ähnliche Diffusionsverhältnisse, wie oben beschrieben, so dass wir auch in diesem Falle stets deutliche Ringbildung erhalten[20]).

19) Küster, E. L. c., 1913.
20) Vergl. Munk, M. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1912, p. 360.

In all den eben beschriebenen Versuchen wurde durch Hinzufügen eines weiteren Außenfaktors das vorher regelmäßige und konstante Entstehen von Fruchtkörpern plötzlich zu einem Rhythmus, so dass jetzt vegetative Zonen und Fruchtringe miteinander abwechseln. Der die Periodizität hervorrufende Außenfaktor ist in dem einen Falle Äthylalkohol, im anderen Ätznatron resp. Ätzkali. Die Außenfaktoren selbst wirken nicht periodisch, sondern stetig. Der Äthylalkohol resp. das Alkali würden, wenn kein Pilz ihnen auf der Agarplatte entgegenwächst, mit allmählich abnehmender Geschwindigkeit in einer stetigen Weise nach dem Zentrum der Agarplatte hindiffundieren. Erst durch die Wechselwirkung zwischen dem Wachstum des Pilzes und dem Diffusionsstrom ergibt sich der Rhythmus der Hexenringe. Wie dies im einzelnen vor sich geht, ist natürlich noch nicht vollständig aufgeklärt, kennen wir ja nicht einmal für den Rhythmus des Liesegang'schen Systems eine endgültige Erklärung. Es kann deshalb in folgendem nur angedeutet werden, wie man sich die Wechselwirkung zwischen Diffusion und Wachstum des Pilzes etwa denken kann.

1. Wirkung der Alkalidiffusion.

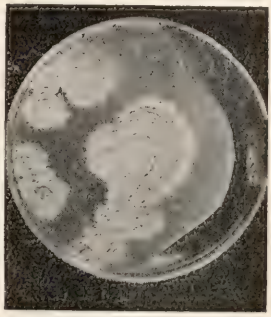
Lässt man auf einer Agarplatte, die mit Glukose und den üblichen Nährsalzen versehen ist, das *Penicillium variabile* einige Zeit wachsen, so wird ein großer Teil des Traubenzuckers in Säure umgewandelt. Bringt man jetzt am Rande der Agarplatte Alkali zu, so dass dieses von der Peripherie nach dem Zentrum hindiffundiert, so wird die vom Pilz gebildete Säure allmählich neutralisiert. Damit fällt aber von den Außenbedingungen, die für die Koremienbildung in Betracht kommen, diejenige weg, die die Koremienentwickelung hemmt. Diese Neutralisation schreitet von außen nach innen zentripetal fort, wird also den Pilz in seinen peripher gelegenen Hyphen zuerst treffen und ihn dort zur Koremienbildung anregen. Die Folge davon ist erhöhter Nahrungsverbrauch und deshalb neue Säureproduktion: die Neutralisationszone wird zentrifugal ein Stück nach außen geschoben. In der Folgezeit wird der Pilz also in saurem Medium wachsen. Die Produktion von Koremien hört auf. Der Pilz wächst in der nächsten Zeit meist nur vegetativ, bis er wieder die Neutralisationszone erreicht hat. Ist sehr viel Alkali zugegeben worden, so wird dies dicht hinter dem ersten Koremienring eintreten, ist sehr wenig Alkali vorhanden, so wird der zweite Ring vom ersten ziemlich weit entfernt sein. In der Tat kann sehr leicht die Entfernung der einzelnen Ringe voneinander durch die zugefügte Menge Alkali reguliert werden. Die infolge von Koremienbildung erhöhte Säureproduktion kann bei den Kulturen auf Lackmusagar sehr deutlich beobachtet werden. Die zugefügte Alkalimenge darf nicht zu klein, aber auch nicht zu groß

sein. Im ersteren Falle tritt überhaupt keine vollständige Neutralisation in der Nähe der Pilzhyphen ein, im zweiten Falle wirkt die Alkaleszenz hemmend auf Wachstum und Fruktifikation ein, ja tötet sogar den Pilz, wenn eine gewisse Grenze überschritten wird. Unter dem Pilzrasen selbst muss der Agar stets rot gefärbt sein, damit eine Schädigung des Pilzes nicht eintritt.

2. Wirkung der Alkoholdiffusion.

Weniger leicht ist die Periodizität zu erklären, welche durch die Wirkung des Äthylalkohols hervorgerufen wird, zumal wir eben von seiner Wirkung auf das Pilzmycel nur so viel wissen, dass er die Koremienbildung fördert.

Fig. 1.



Koremienringe von *Penicillium variabile* erhalten durch einmaliges Hinzufügen von 20%igem Äthylalkohol.

Diese Photographie verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn cand. rer. nat. Leonhardt, Leipzig, welchem auch an dieser Stelle der herzlichste Dank ausgesprochen sei.

Um eine Erklärungsmöglichkeit dieser Periodizität hier anzuführen, gehen wir aus von einer etwa 3 Tage alten Agarkultur des *Penicillium variabile*. Das Mycel hat in dieser Zeit nur Konidien abgeschnürt und den Lackmusagar infolge starker Säureproduktion bis zu einer bestimmten Diffusionszone hin gerötet. Diese Säure verhindert den Pilz, der ja in der Zwischenzeit auch Alkohol gebildet hat, an der Produktion von Koremien. Wird jetzt am Rande der Agarplatte Äthylalkohol zugesetzt, so diffundiert dieser, zentripetal auf die Kultur zu. Dadurch wird das Verhältnis der die Koremienbildung fördernden Stoffe (Alkohol) zu den die Koremienbildung hemmenden Stoffen (Säure) verändert, bis die Wirkung der ersteren die Wirkung der letzteren übertrifft. Dies wird am Rande des Hyphengeflechts zuerst eintreten. Die Folge hiervon ist die Entstehung eines Koremienrings. Dadurch wird aber wieder die Stoffwechseltätigkeit und damit die Säuremenge gesteigert. Erst nach einiger Zeit, nachdem der Pilz schon wieder eine bestimmte Strecke zentrifugal nach außen gewachsen ist, wird wieder, infolge erneutem Überwiegen des Alkohols über die Säure, die Koremienbildung ermöglicht und ein neuer Hexenring angelegt etc.

Die Ringbildung, die durch Zusatz von Alkali resp. Äthylalkohol verursacht wird, hält nicht dauernd an, sondern hört nach einer

bestimmten Zeit wieder auf. Durch die fortdauernde Produktion von Säure wird einerseits das Alkali allmählich aufgebraucht, andererseits das Verhältnis $\frac{\text{Alkohol}}{\text{Säure}}$ so verändert, dass die Säure dauernd die Wirkung des Alkohols aufhebt.

Ergebnis.

Es ist schwierig, all das oben Ausgeführte kurz zusammenzufassen: Die folgenden Sätze stellen nur die Hauptdaten der Untersuchung dar. Um diese zu vervollständigen, müsste jedem der Sätze noch eine Reihe von Erläuterungssätzen angeschlossen werden. Dadurch aber würde die Übersicht notleiden, deshalb seien nur die wichtigsten Punkte hervorgehoben.

I. Theoretischer Teil.

1. Aus einem konstanten, d. h. stetig vor sich gehenden Geschehen kann nur durch Hinzufügen von für dieses Geschehen neuen Außenfaktoren ein Rhythmus entstehen.
2. Diese Außenfaktoren sind
   a) selbst periodisch, dann erzeugen sie einen sekundären Rhythmus,
   b) selbst nichtperiodisch, dann erzeugen sie einen primären Rhythmus.
3. Damit ein primärer Rhythmus ungestört ablaufen kann, ist eine gewisse konstante Konstellation der „mitbestimmenden Außenfaktoren“ notwendig.
4. Es ist sehr wohl denkbar, dass gerade eine gewisse konstante Konstellation der Außenfaktoren Ursache für eine Änderung im physiologischen Geschehen wird.
5. Begriffe wie „autonom“, „selbstregulatorisch“, „Selbstdifferenzierung“ sind relative Begriffe. Sie sind im Interesse einer einheitlichen Auffassung der Lebensvorgänge am besten zu vermeiden.

   Die Außenwelt liefert nicht nur den Anstoß zur Auslösung eines sog. „selbstregulatorischen“ Geschehens, sondern muss auch während des Ablaufs dieses Geschehens eine dauernde Einwirkung auf dieses Geschehen ausüben.

II. Experimenteller Teil: Hexenringe.

1. Die Periodizität der Hexenringe kann sowohl ein sekundärer, wie ein primärer Rhythmus sein.
2. Für den primären Rhythmus der Hexenringe bei *Penicillium variabile* konnten als die ihn hervorrufenden, neu hinzuge-

tretenen Außenfaktoren: Alkali und Äthylalkohol aufgefunden werden.

Zum Schluss will ich nicht versäumen, Herrn Geheimrat Klebs meinen herzlichsten Dank auch hier auszusprechen. Bei einer mündlichen Besprechung dieser Arbeit hat Herr Geheimrat Klebs mir vielfach Anregung und Anhaltspunkte gegeben, die zum großen Teil in obiger Untersuchung verwertet und festgehalten worden sind.

Orientation in Euglena with some Remarks on Tropisms.

By S. O. Mast.

From the Zoological Laboratory of the Johns Hopkins University.

In two very interesting papers Bancroft (1913) and Torrey have taken exception to some of the conclusions reached by Jennings and myself regarding the process of orientation, especially in *Euglena*. The points of controversy raised by these authors refer however only to matters of interpretation. Bancroft says (p. 414), "The facts of light reactions of Euglena described by Jennings and Mast have been confirmed in all cases in which they were reinvestigated. No differences of opinion exist as regards these facts"; and Torrey does not question the accuracy of our observations. We may then assume that the processes of orientation in so far as they have been actually observed occur as we have described them (Jennings 1904, p. 49–59; 1906, p. 134–141; Mast 1911, p. 80–112).

The points at issue may be treated unter three heads: A. The nature of the stimulating agent which induces orientation; B. The trial and error theory; C. The definition of tropism.

A. The Nature of the Stimulating Agent which induces Orientation.

Jennings and the writer maintain that the orienting stimulus in *Euglena* is dependent upon the time ratte of change of the intensity of light on the sensitive tissue. Bancroft asserts that he has proved that this is not true, and he holds that all of the evidence at hand favors the idea that the stimulus in question is dependent upon the continuous action of light in accord with the Bunsen-Roscoe law. I shall demonstrate that if the experimental evidence which Bancroft brings forth against our theory is valid, it completely overthrows his own theory in so far as it has any bearing on the process of orientation in *Euglena*. Before entering upon this demonstration it will be necessary, however, to present the chief characteristics of the theories in question.

Concerning merely the nature of the stimulus, there are three essentially different theories of orientation.

These may be designated as follows: (a) Relative-intensity theory; (b) Ray-direction theory; and (c) Change-of-intensity theory.

(a) The Relative-intensity Theory: The relative-intensity theory teaches that orientation is regulated by the relation in the intensity of the stimulating agent on opposite sides of the reacting organ or organism. If the intensity is unequal it is supposed that the two sides move at different rates until such a change in position is brought about that it becomes equal i. e. until the organism becomes oriented. The stimulating agent is supposed to act continuously after orientation, as well as during the process of orientation, the only difference being that in the former case it acts equally on both sides and in the latter unequally.

This theory may be divided into two sub-theories, which are, however essentially the same, (1) the local-action theory and (2) the reflex-action theory.

(1) The local-action theory was formulated by Ray in 1693. It is as far as I have been able to learn the first theory of orientation recorded. Ray maintained that plants turn toward the window because the surface facing the window is cooler than the opposite surface, and consequently the cells on that side grow more slowly than those on the other side, thereby causing the structure to bend toward the light. Each element in the process of orientation was supposed to be directly stimulated. This theory demands no separation of tissues into sensory and motor, and no transmission of impulses, at least to any appreciable extent. De Candolle in 1832 made use of essentially the same theory to account for the orientation of plants in light. He held in accord with Ray that the bending of the plant toward the light is due to difference in the rate of growth on opposite sides, but he maintained that this difference is due to the action of light, not to that of heat as Ray asserted. The explanation of orientatien given by Verworn (1899, p. 499), Holt and Lee (1901) and Davenport (1897, p. 209), and some of those given by Loeb (1906, p. 118)[1]), are in full accord with De Candolle's theory, the opinion

1) "How can light bring about heliotropic curvatures? Let us suppose that light strikes a plant on one side only, or more strongly on one side than on the opposite side, and that it be absorbed in the superficial layers of tissue of that side. In this case we assume that on that side certain chemical reactions occur with greater velocity than on the opposite side. What these reactions are is unknown; we may think provisionally of oxidations. This change in the velocity of chemical reactions either produces a tendency of soft elements on that side to contract a little more than on the opposite side, or creates otherwise a greater resistance

of Bancroft to the contrary, concerning Loeb, notwithstanding. Bancroft says (p. 387), "Loeb certainly never thought . . . that 'orientation is produced by the direct action of the stimulating agent on the motor organs of that side of the body on which it impinges' (1906, p. 266), . . . and has never written anything of the kind so far as I have been able an discover"; and yet no clearer or more direct statement of the theory has ever been made than will be found in the quotation given above. In this case Loeb does refer to orientation of plants but I assume he would apply the same to animals, for he repeatedly says the process of orientation in plants and animals is identical.

Certain statements made by Torrey also indicate adherence to this theory. He says, referring to *Euglena* (1907, p. 319), „In heliotropism . . . the oriented organism is in a condition of physiological stimulation, and . . . the response to stimulation is local". Judging from this statement I concluded that he was an advocate of the local-action theory, and made a statement to that effect; but in a recent paper (1913, p. 874) Torrey by way of criticism maintains that he never believed in this theory.

(2) The reflex-action theory is similar to the local-action theory. The essential difference lies in the fact that it teaches that the motor elements are stimulated indirectly through a reflex arc, not directly as maintained in the local-action theory. This is the theory most frequently advocated by Loeb in recent years.

He says (1912, p. 38), "Two factors govern the progressive movements of animals [in light]. . .; one is the symmetrical structure of the animal, and the second is the photochemical action of light". In the words of Loeb (1906, p. 135), the orienting reaction is, according to this theory, "a function of the constant intensity". Formerly I assumed that Loeb meant by the phrase "function of the constant intensity" that the stimulating agent necessarily must act continuously, i. e. without intermission. But now I find (1910, p. 465) that he holds that this theory, in so far as the nature of the stimulating agent is concerned, covers all orienting reactions which are in accord wit the Bunsen-Roscoe

---

to those forces which have a tendency to elongate or stretch the plant, e. g., hydrostatic pressure inside the cells, or imbibition of certain tissue elements. The otucome will be that one side of the stem will be stretched more than the opposite side, and this will bring about a curvature of the stem. Where the latter is soft at the tip, the bending will occur only, or chiefly, in that region; and as the degree of softness decreases rapidly from the tip downward, the result will be that the tip will bend toward the source of light. This result may possibly be aided by a greater photosensitiveness of the extreme tip of the stem, although I am not aware that this is an established fact".

law, that is, all orienting reactions which bear a definite relation to the product of the intensity of the stimulation agent and the time it acts, no matter whether it acts continuously or intermittently. Stated in other words this means that the reaction is proportional to, or at least bears some definite relation to the absolute amount of energy receive by the sensitive tissue from the stimulating agent. Thus according to Loeb there are two factors involved in the process of orientation, bilateral symmetry and photochemical changes which bear some specific relation to the absolute amount of energy received by the sensitive tissue.

Bancroft says that all of the evidence accumulated favors Loeb's theory, but as a matter of fact his arguments from beginning to end show that he is considering only one feature of this theory, namely, that which refers to the nature of the stimulating agent. This new theory of orientation advocated by Bancroft which in reality is merely a segment of Loeb's theories, we shall call the continuous-action theory.

All processes of orientation which bear a specific relation to the absolute amount of energy received by the sensitive tissue from the stimulating agent are in accord with this theory, regardless as to whether it is received continuously or intermittently; regardless as to whether the organism is symmetrical or asymmetrical; regardless as to whether in the process of orientation both or only one of two symmetrically located sensitive areas are functional. This theory refers only to the process of orientation. It has nothing to do with tropism as defined by Bancroft, Loeb, or any one else.

(b) The Ray-direction Theory. In accord with the ray-direction theory formulated by Sachs in 1876 orientation in some unknown way is regulated by the direction in which the lines of force from the stimulating agent penetrate the tissue of the reacting organism. The stimulating agent is supposed to act continuously during the process of orientation, but there is no necessary relation implied between the reaction and the amount of energy received; and the theory expressly states that orientation is not the result of difference in the intensity of stimulation on opposite sides of the reacting organ or organism. This was the first theory advocated by Loeb. He says (1888, p. 2), „Die Orientierung der Tiere gegen eine Lichtquelle wird wie bei den Pflanzen (J. v. Sachs) bedingt durch die Richtung, in welcher die Lichtstrahlen die tierischen Gewebe durchsetzen, und nicht durch die Unterschiede in der Lichtintensität auf den verschiedenen Seiten des Tieres". Later however he gave up the idea that the direction of penetration is vital in the process of orientation and substituted the notion that the angle between the sensitive tissue and the direction of force

in the stimulating agent is the controlling factor, thus still retaining the central feature of Sachs's theory, that is, that the direction auf the rays of force is all important. This theory has always been "pure theory"; it has never had any positive experimental support. I mention it here because I wish to refer to it later.

(c) Change-of-Intensity Theory. The kernel of this theory consists of the conception that the stimulus resulting in orientation is dependent upon the time rate of change of energy received by the sensitive tissue, not upon the absolute amount as is true for Bancroft's continuous-action theory. That there are reactions which are thus dependent upon the time rate of change has long been known, but Darwin seems to have been the first to hold that orientation may result from reactions thus produced. He says (1880. p. 566), "We believe that this case [referring to an experiment of Wiesner on orientation in plants], as well as our own [observations on orientation], may be explained by the excitement from light being due not so much to its actual amount, as to the difference in amount from that previously received". As to how in the process of orientation the stimulus, caused by change of intensity, acts, and as to the nature of the mechanism involved, Darwin does not express an opinion.

Engelmann (1882, p. 395) foreshadows the application of this principle to account for orientation in motile forms, especially *Euglena*. Jennings (1904, p 43, 59—63) was however the first to analyse thoroughly by direct observation the process of orientation in unicellular organisms, and to present evidence which seemed to prove that in certain cases this process is the result of stimuli produced by change of intensity; that is, that orientation is dependent upon the time rate of change of energy on the sensitive tissue. Jennings also at the same time (1904) concluded that orientation in these forms is indirect; i. e. that it results from the successive assumptions of several different axial positions and the retention of one of these.

The results of my extensive studies of the process of orientation in unicellular organisms, especially *Euglena*, colonial forms and others, support Jennings's conclusions regarding the nature of the process of orientation and the character of the stimulus — particularly the latter.

It is the two conclusions stated by Jennings that Bancroft and Torrey claim to have overthrown in so far as they apply to the process of orientation in Euglena. What is the evidence upon which this is based? We shall concider the question as to the nature of the stimulus first.

In swimming *Euglena* deflects continuously toward the surface near which the eye-spot is located, but at the same time it rotates on the longitudinal axis. This results in a spiral course the axis of which is fairly straight regardless of the degree of deflection. A slight deflection merely results in a narrow spiral course while a greater deflection results in a wider course. The general direction of the course is usually changed by an increase in deflection on one side of the spiral and a decrease on the opposite side. Only slight changes can occur by changes in deflection on but one side of the spiral. It is manifestly impossible to obtain a change in the general direction of motion without either a decrease or an increase in deflection. This is an important point of which we shall make use later.

If, when a given *Euglena* is proceeding toward a source of light, the direction of its rays, without any alteration in the intensity, is suddenly so changed that it becomes perpendicular to the axis of the spiral, the deflection is usually increased on the side of the spiral facing the light and decreased on the opposite side. Ordinarily the increase in deflection is greater than the decrease and the spiral becomes momentarily somewhat wider. Whether or not the decrease in deflection is ever precisely the same as the increase so that there is no change in the diameter of the spiral, as Bancroft maintains, I am unable to say. However that may be, this change in the deflection results in a gradual turning in the axis of the spiral until it is directed toward the source of light and the *Euglena* is oriented.

One further point should be noted here. An unoriented *Euglena* as it rotates on its long axis is successively illuminated from all sides. In one position in the spiral the surface containing the eye-spot faces the light, in another position this surface is shaded and the opposite surface becomes illuminated. Since this creature, though relatively translucent, contains structures (the eye-spot in particular) which are relatively opaque, it is evident that shadows are produced which, as it rotates, travel over different parts of the body, and this results in changes in the intensity of light in all parts. The amount of these changes in illumination decreases as orientation proceeds, and disappears entirely when the axis of the spiral comes to be directed toward the light no matter what its diameter may be.

Concerning the process of orientation as described, there is, as previously stated, no contention. The point at issue concerns the cause of the changes in deflection resulting in orientation. Both schools hold that owing to the shadows mentioned above, the sensitive tissue in *Euglena* receives different quantities of light

energy in different positions of the spiral, least when the dorsal and most when the ventral surface is exposed. Thus it is assumed that the unoriented organism not only receives different quantities of light energy in different positions, but that the amount received changes continuously. Bancroft holds that orientation is dependent upon the difference in the amount received in different positions of the spiral. Jenning's and the writer hold that it is dependent upon the time rate of change in the amount received (shock-reactions). This is the main point of difference in the two theories which primarily concerns us. Both schools, let me repeat, hold that during the process of orientation in positive specimens there is an increase in deflection on the side of the spiral toward the light, i. e., toward the surface bearing the eye-spot.

There is however another point of difference that may be presented here. Bancroft holds that the degree of deflection depends upon the amount of light energy received regardless of the surface illuminated. He says (p. 421) that in negative euglenae, after orientation, the spiral course is narrower, (the deflection less) in low than it is in high intensity, and that in positive euglenae just the opposite is true. In positive euglenae then, according to Bancroft, the deflection, as previously, stated, is greatest when the energy received is least, i. e., when the unoriented organism is in such a position in the spiral that the surface bearing the eye-spot faces the light, and, he maintains, this results in orientation. But after orientation the sensitive tissue still receives light energy. Thus Bancroft holds that the degree of deflection continues to be regulated, after orientation as well as during the process of orientation, that light acts continuously in accord with the Bunsen-Roscoe law, and that thus the organisms are held upon their course after orientation by the same factors which cause orientation. The amount of energy received, however, as stated above, does not, after orientation, vary in different positions of the spiral. According to the change-of-intensity theory, therefore, the condition of illumination which induced orientation no longer exists; the stimulus which causes orientation acts only during the process of orientation, not after the organism has become oriented. Light may, however, according to this theory, continue to act on the organism, much as heat does, making it more or less active, causing changes in the sense of orientation, producing photosynthesis, etc. Organisms in general tend to proceed in fairly direct courses if there is nothing in the environment to prevent this. Thus after orientation, according to our theory, they tend to remain oriented owing to internal factors, i. e. structure, and physiological processes.

Our conclusion as to the nature of the orienting stimulus is founded upon the following facts concerning which there is no contention: 1. A sudden decrease in illumination of the field induces in positive euglenae an increase in swerving toward the eye-spot. This may be marked or only very slight. (See Bancroft, p. 395.) It is known to depend upon the time rate of change, for if the decrease in illumination is gradual enough this phenomenon does not occur. We shall refer to it as a shock-movement or reaction. 2. The orienting deflections are, as far as can be observed, of precisely the same nature as weak shock-movements. 3. There is no response under certain conditions if the ventral surface of a *Euglena* faces the light after the direction of the rays has been changed, until in the process of rotation the surface containing the eye-spot comes to face the light; then there is a sudden turning toward this surface, i. e, toward the source of light. In many instances the turning is so sharp immediately after the dorsal surface becomes illuminated that it may appropriately be designated as a jerk or a twitch. This is in opposition to the demands of the continuous-action theory, as we shall see later. 4. After orientation fire-flies may continue for considerable distances on a direct course in darkness. The same is true for *Euglena*, according to Bancroft (p. 411), and it is probably also true for other organisms. It is therefore not necessary to postulate continuous action of the orienting stimulus to account for the direct movement toward the source of stimulation after orientation.

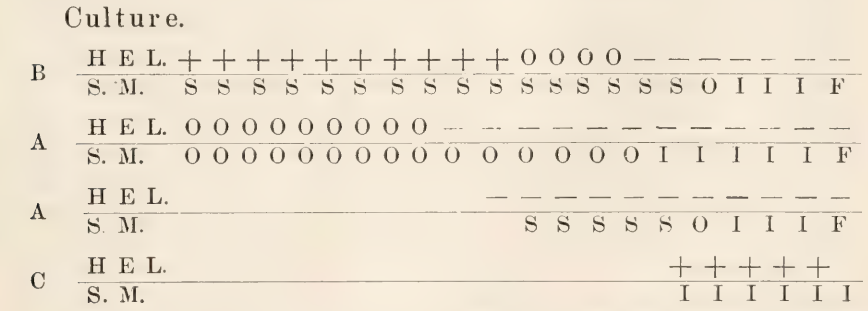
If I understand the matter correctly our critics do not deny that shock-reactions may sometimes function in orientation. Torrey says (1914, p. 111), "[In *Euglena*] the 'motor reflex' [shock-reaction] plays an important part in its orientation to light". Bancroft however maintains that he has proved that orientation is not in all cases due to shock-reactions. But while he admits that he was unable to prove that it is in such cases due to continuous action of light in accord with the continuous-action theory of orientation, he concludes (p. 425), "In the case of *Euglena* we have seen that what evidence we have is all in favor of the view advocated by Loeb that the heliotropism [orientation] is a function of the continuous action of the light".

Let us examine the evidence. This Bancroft has presented under eight heads. According to our theory (change-of-intensity theory) orientation in *Euglena*, as previously stated consists of a series of shock-reactions. In positive individuals these reactions are supposed to be due to sudden decrease and in negative ones to sudden increase of light intensity caused in unoriented individuals by rotation on the long axis. Bancroft therefore maintains that if a positive *Euglena* orients in a given condition of illumination,

it ought to give the shock-reaction if the light intensity in the field is suddenly reduced, but not if it is increased. If the organism is negative precisely the opposite should occur. There should, in other words, be a strict correspondence in every condition of illumination and physiological state between orientation and shock-reactions. When individuals orient negatively they ought to respond with the shock-reaction if the light intensity in the field is suddenly increased, not if it is decreased. When they orient positively, on the other hand, they ought to respond with the shock-reaction if the intensity is suddenly decreased not if it is increased; and when they do not orient at all they ought not give the shock-reaction to either an increase or a decrease in intensity.

The subject matter under four of the eight headings mentioned (A, B, C and F) deals with this correspondence.

As a general result of his observations Bancroft maintains that in a number of instances the agreement between shock-reactions and orientation demanded by the change-of-intensity theory as described above was not found. His most important results regarding this matter are visualised in the following diagrams.



(From Bancroft, p. 400, Fig. 4.) "Diagram to show the correlation between the sign of the heliotropism and the character of the shock-movements. Distances a long the horizontal line indicate distances from the light. On the left, then, we have a weak light and on the right a strong light. Above the line is indicated the sign of the heliotropism (Hel.). Below the line is indicated the character of the shock-movements (S. M.). S = shock-movements produced by sudden shading, and not by sudden illumination; I = shock-movements produced by sudden illumination, and not by sudden shading; F = shock-movement mechanism becomes fatigued if light lasts for half an hour or an hour; O = absence of reaction; B = correlation in Culture B; A = correlation in ordinary individuals of Culture A; Lower A = correlation in exceptional samples of Culture A in which the shading reaction appeared; C = correlation in exceptional sample from Culture B."

These diagrams indicate that in addition to what the change-of-intensity theory demands, he obtained (1) shock-reaction when there was no orientation, (2) negative orientation in individuals which gave shock-reactions to decrease of intensity; (3) negative orientation in individuals which did not respond either to sudden

increase or to sudden decrease of intensity; and (4) positive orientation in individuals which responded with shock-reactions to increase instead of to decrease of intensity. All of these reactions he maintains are contrary to expectations based on the change-of-intensity theory of orientation. He consequently concludes that this theory fails to account for the observed phenomena and that the continuous-action theory must be valid. He says (p. 425), "We have no evidence against the view that in *Euglena* the gradual orientation is a function of the continuous action of the light".

To what extent do Bancroft's results actually warrant these conclusions? Let us consider first the results recorded in diagram B together with the methods used in obtaining them.

According to this diagram the expected correspondence between orientation and shock-reaction holds in the lower light intensity, but as the intensity increases, Bancroft maintains, there is no orientation although there is still a shock-reaction. Is this result necessarily in opposition to the change-of-intensity theory? It would be if the shock-reactions had been induced by changes in illumination in the field, of the same nature and degree as were produced on the sensitive tissue within the unoriented organism due to its rotation, for only such changes could function in the process of orientation; but this was in all probability not true. In these tests Bancroft placed an opaque screen in front of the light practically cutting it entirely off. Thus the reduction of intensity was no doubt very much greater than that caused by the rotation on the axis. If this is correct then all of the reactions described in this diagram with the possible exception of the last, may be, for all that is known to the contrary, in full accord with the change-of-intensity theory; and the same may be said with reference to the reactions represented in the two succeeding diagrams. In all of the experiments in which the results given in these diagrams were obtained there is every indication that changes of intensity of such a degree were used in testing for the shock-reaction as could not possibly have been produced in the process of rotation by the movement of the shadows of the translucent bodies in the organism. The change-of-intensity theory demands shock-movements in negative *Euglena* only when the intensity of the field is increased, but if the intensity is greatly decreased the negative individuals may become positive, and respond with the shock-reaction. This is especially probable if they are near the neutral region as was true according to the diagrams in Bancroft's experiments.

I consider it inexpedient to attempt further analysis of these results, for, strange as it may seem, if they are fatal to the change-of-intensity theory, as Bancroft holds, they are equally fatal to

the theory upon which he relies to explain them, i. e., the continuous-action theory.

According to both of these theories, as I have previously stated, orientation is accomplished by increase in deflection on the side of the spiral course facing the light, i. e., toward the dorsal surface of the organism, the surface containing the eye-spot. In an unoriented *Euglena*, as it proceeds on the spiral course rotating on its long axis, the dorsal and ventral surfaces alternately face the light. According to both theories the sensitive tissue in the organism receives least light energy when the dorsal surface, the surface bearing the eye-spot, is fully illuminated. In case of positive orientation it is only when the organism is in this position that the increase in swerving resulting in orientation occurs. According to the change-of-intensity theory the increase in swerving is dependent upon the time rate of change in the energy received by the sensitive tissue; and according to the continuous-action theory it is dependent upon the absolute difference in the amount of energy received in different positions of the spiral. A change in the amount of light energy in the field which necessarily would result in a change of light energy on the sensitive tissue should then, in positive organisms, result in increase in swerving; i. e., in a wider spiral, on the basis of Bancroft's theory as well as on the basis of ours.

Bancroft says (p. 421) that in negative euglenae the spiral becomes narrower, the deflection toward the dorsal surface diminishes when the light is decreased, and that it becomes wider when it is increased, i. e., the deflection increases. According to Bancroft's theory then there ought to be the same correspondence between orientation and reactions to changes of intensity in the field as is demanded by the change-of-intensity theory. In case of positive orientation a decrease in the intensity of the field ought to result in an increase in swerving toward the dorsal surface; and in case of negative orientation an increase in the intensity ought to induce the same response; and of course orientation ought never occur under conditions in which a change of intensity in the field will produce no increase in swerving. Moreover in positive organisms an increase of intensity ought to cause a decrease in swerving, and in negative organisms a decrease ought to produce the same response. But this is precisely what Bancroft maintains he has proved does not occur. Thus he has, if his results are valid, overthrown his own theory. Even the assumption that the lack of correspondence between orientation and shock-reactions is due to the dominance of the latter over swerving due to "continuous action" would not save his theory, for this would in no way answer all those cases in which individuals that oriented gave no shock-

reactions (increase in swerving) to changes of intensity in the field.

Aside from that concerning the lack of correlation between orientation and shock-movement, Bancroft presents five lines of evidence, some against the change-of-intensity theory, others for the continuous-action theory.

1. Bancroft found that if the position of the source of illumination is very gradually changed after euglenae are oriented, they gradually change their direction of motion and he concludes (p. 407) that "In this way the most convincing demonstrations of gradual orientation without any shock-movements or widening of the spiral were possible." Is this demonstration really convincing? A shock-reaction consists of an increase in swerving toward the dorsal surface dependent upon the time rate of change of energy received by the sensitive tissue. Bancroft admits that this increase in swerving may be very slight. He says (p. 395): "In the weakest shock-movements merely a slight temporary widening of the spiral is seen", i. e. a slight increase in swerving toward the dorsal surface. But this is precisely what occurred in Bancroft's experiments when the euglenae changed their direction of motion (oriented) after the position of the light was changed; for as I have previously shown, change in the axial direction of the spiral course, no matter how gradual it may be, can not occur to any appreciable extent without increase in swerving toward the dorsal surface. It is obvious then that the evidence presented by Bancroft in this connection has no bearing whatever on the question as to whether or not orientation is the result of shock-reactions.

2. Bancroft asserts (p. 408) that the time between increase and decrease of illumination in the sensitive tissue in unoriented euglenae (due to rotation on the long axis) is much shorter than that required for a shock-movement, increase in swerving toward the dorsal side due to change of intensity in the field; and that consequently orientation cannot be due to the time rate of change of intensity, but must be due to the continuous action of light. But his theory as well as ours demands change of illumination on the sensitive tissue due to rotation, and increase in swerving owing to this change. It likewise demands increase in swerving if the intensity of light in the field is decreased. Thus it is evident that if the time between increase and decrease of illumination on the sensitive tissue due to rotation on the axis is too short to induce increase in swerving resulting in orientation in accord with the change of intensity theory, it is also too short to produce increase in swerving in accord with the continuous action theory.

3. It is maintained by Bancroft (p. 411) that if, under certain conditions, there are particles of the proper size in suspension

euglenae give the shock-reaction provided the light is so weak that they do not orient; but if the illumination is increased until they orient they no longer respond to contact with the particles. He holds that the change of intensity theory can not account for this, since, according to this theory, the orienting stimulus is supposed to cease after the organisms is oriented. Consequently he thinks, if this theory is valid, the euglenae ought to respond to contact with particles after orientation quite as freely as before.

These results would be very serious indeed for the change-of-intensity theory if this theory maintained that light acts only in producing shock-reactions. I am, however, not aware that anyone ever held such a view. Engelmann (1882 and 1883), more than thirty years ago showed very clearly that the activity of *Euglena*, and particularly of Bacterium photometricum, depends upon the amount of light energy received, and that this is in all probability not dependent upon the time rate of change of energy. And long before this it was fairly well known that photosynthesis is related to light in the same way. The change in the sign of orientation also appears to be independent of the time rate of change of energy. Light, as I have repeatedly stated (1907 and 1911), in all probability has an effect on physiological processes (activity, etc.) in organisms, an effect which bears a definite relation to the amount of energy received, which is somewhat like the relation between such processes and heat energy. This the advocates of the change-of-intensity theory do not deny. They merely hold that orientation is not due to such effects of light.

The fact that Bancroft obtained reactions to contact with particles in light of low intensity and none in light of high intensity was probably due to changes in the physiological state of the organism and not to differences in orientation, as he assumed. This phenomenon is in full accord with the wellknown fact that when organisms are simultaneously subjected to stimuli of different sorts they may respond to any given one very differently than when they are acted upon by that stimulus alone. The reactions in question, consequently do not militate against the change-of-intensity theory.

4. In his very interesting experiments on galvanic reactions Bancroft states that he found that orientation in an electric current occurs precisely as does orientation in light as described by the present writer; and he holds that there is no contrast between these reactions in *Euglena* such as Jenning's maintains there is for other infusoria.

I agree with him in this conclusion. He assumes however that orientation in the electric current is regulated by continuous

action and concludes that orientation in light must consequently also be a function of its continuous action. I do not agree with him in this conclusion, for I hold that the assumption upon which it rests is unwarranted. In the case of *Euglena*, contrary to what holds under certain conditions for some other organisms, the galvanic orienting stimuli may be due for all that is known to the contrary, to the time rate of change of electric energy received by the sensitive tissue as the unoriented organism revolves on its axis, and if this is true it does not support Bancroft's conclusion regarding the action of light.

5. As a final argument in favor of Loeb's continuous-action theory, Bancroft attempts to controvert the evidence which I have presented to demonstrate that this theory will not account for orientation in fire-flies. I found (1912, pp. 270, 271) that the flashes of light produced by certain fire-flies serve as signals by means of which the opposite sexes are brought together for the purpose of copulation. If a male is anywhere between one and six hundred centimeters from a female when she produces as flash of light, he usually turns and flies directly toward her. This flash of light is very short and it usually if not always disappears entirely before the male starts to turn. Thus in total darkness he turns through the proper angle and proceeds sometimes as far as several meters, directly toward the point where the female produced the glow.

There are three points in connection with this process of orientation that I wish to emphasize. (1) The male fire-fly will not orient in continuous illumination. To induce orientation it is necessary to produce a light, leave it a certain definite period of time, and then extinguish it. If it is not extinguished or if it is left too long there is no response. (2) The length of the period of illumination necessary to induce orientation is approximately the same regardless of the distance between the male and the female. (3) The male fire-fly not only orients in total darkness, but after orientation he continues on a direct course.

In agreement with Loeb, Bancroft holds that the Bunsen-Roscoe law affords the best criterion for testing the validity of the continuous-action theory. He holds that the results of my experiments on fire-flies are in harmony with this law, and he consequently maintains that they do not militate against the continuous-action theory.

It has been found that the plumules of certain plants (Avena, etc.) orient if exposed to a strong light for only a very short period — 1/800 of a second or even less, and that these reactions are at least superficially in accord with the Bunsen-Roscoe law, i. e.,

the reaction is approximately proportional to the product of the time and the intensity no matter how either of these factors may vary. In other words, the reaction bears a specific relation to the amount of energy received. This means that a given amount of energy, other things being equal, produces the same reaction no matter whether this energy is applied intermittently or continuously, whether it is received during the period of a second or a day. Since these plant structures can orient in the dark after exposure in intense light for a very short time, and the reactions are apparently in accord with the Bunsen-Roscoe law, Bancroft sees no reason why this law may not hold for fire-flies which also orient in the dark.

He fails entirely to grasp the fact that the very essence of the law is violated in that the period of illumination necessary for stimulation in the fire-fly cannot be altered. According to this law we should get the reaction if this period is increased provided the intensity is proportionally diminished, as seems to be true within certain limits for plants, but this is not true.

There is however even a more striking contradiction between the law in question and the orienting reactions of these insects. If the male is one centimeter from the female it requires, for stimulation, the same length of illumination of the same intensity as it does when he is 600 centimeters distant. Thus under the former conditions it requires to produce a given reaction 360,000 times as much energy as it does under the latter. How can this be squared with the continuous-action theory if the Bunsen-Roscoe law is to be accepted as a criterion? Moreover the male fire-fly, as stated above, not only orients after the flash of light from the female disappears, but he also remains oriented. How can it be maintained that this animal in the total absence of light is held on his course by the "continuous-action of light" as Loeb's theory demands? On the basis of the continuous-action theory, then, no matter how it be interpreted, I can account neither for the process of orientation in fire-flies nor for the direct course after orientation.

Bancroft admits that he has been unable to demonstrate that orientation in *Euglena* is in accord with the continuous-action theory. He was not able to show that the Bunsen-Roscoe law holds for this response. But this theory has failed not only to receive direct support; it does not account for what actually occurs in the process of orientation. As previously stated, if the dorsal surface of a positive *Euglena* does not face the light after the direction of the rays is changed, there is no response until in the process of rotation this surface comes to be fully illuminated. According to the continuous-action theory the greater the amount

of light energy received the less the deflection. Bancroft admits that *Euglena* receives least energy when its dorsal and most when its ventral surface is illuminated; therefore if the ventral surface is illuminated after the direction of the rays is changed there should be, according to this theory, an immediate response consisting of a decrease in deflection. Failure to get such a response can not be accounted for on the basis of time, for if the dorsal surface becomes fully illuminated when the direction of the rays is changed there is an immediate response. The same difficulty is encountered in attempting to account for the orienting reactions in *Stentor* (Mast, 1911, p. 117) on the basis of the continuous-action theory. And in *Volvox* the discrepancy between the reactions observed during the process of orientation and those demanded by this theory is even more serious. In this organism in the positive state it is found that an increase in light energy causes an increase in the activity of the zoöids, but in unoriented individuals it causes, contrary to expectations on the basis of the theory in question, the greater activity on the shaded side of the colonies. This results in orientation. These phenomena together with others seem to show that in *Volvox* activity is dependent upon the absolute amount of light received, and orientation upon the time rate of change of light. (See Mast, 1907, pp. 151—154; 1911, pp. 140—143.)

I have elsewhere given the experimental results which directly support the change-of-intensity theory of orientation in *Euglena*. In my opinion if there is any evidence whatever which militates against this theory it is found in certain cases presented by Bancroft in regard to the correspondence between orientation and shock-reactions; but as has been shown this evidence militates against his own theory quite as seriously. If this evidence should be confirmed under carefully controlled conditions, both theories of orientation would have to be abandoned, and it might be necessary to return to Sachs's very vague ray-direction theory.

Let me state in concluding this section that I have never maintained that the stimulating agent does not function in the process of orientation in animals in accord with the continous-action theory. In fact I believe that it does so function in some animals. I have however persistently maintained and I still affirm that there is no conclusive evidence in support of this conviction. It has never been proved that this theory holds for the orientation of any animals, with the possible exception of *Eudendrium*. Regarding this organism, after making some very careful observations on the process of orientation, I came to the following conclusion (1911, p. 163): "In the orientation of *Eudendrium* it seems probable that light acts as a constant directive stimulation." Loeb and Ewald

have also recently (1914) obtained results which seem to indicate that orientation in *Eudendrium* is, within certain limits of intensity, in accord with the Bunsen-Roscoe law. But this surely does not warrant their conclusion that the process of orientation in plants and animals in general is "identical" and that the Bunsen-Roscoe law holds for all.

B. Trial and Error.

Both Bancroft (p. 415) and Torrey (1913, p. 875) maintain that they have proved that orientation in *Euglena* is direct; that it is not due to the assumption of various axial positions and the retention of that axial position in which the animal is directed toward or from the source of stimulation in accord with the "trial-and error" theory as applied by Jennings. And if I understand Torrey correctly (1913, p. 875) he concludes that this demonstrates that overproduced, random, or trial movements are not primitive reactions from which, as Jennings holds, "the definitely directive reactions of bilateral animals to light have . . . been developed by any process of selection based on such movements."

Bancroft bases his conclusions largely upon my description of the process of orientation in which it is stated (1911, p. 104) that orientation may occur without any increase in the diameter of the spiral. I am inclined to believe that this statement holds literally unter certain conditions, although I established by direct observation, only that when *Euglena*, as it proceeds on its spiral course, is illuminated from the side, it swerves farther toward the light than in the opposite direction, and that the swerving from the light does not carry the animal as far in that direction as it was in the same relative position of the spiral on preceding turns. All this could evidently occur with or without an increase in the diameter of the spiral. Bancroft holds that if it occurs without an increase in the diameter of the spiral. *Euglena* orients "as directly as its locomotor mechanism allows", and consequently orientation contains nothing of the nature of a "trial-and-error" reaction. This is a good point; but the question remains: does orientation actually ever occur thus?

Without pausing to analyse Torrey's evidence (1913) against indirect orientation, evidence which in my estimation is far less conclusive than Bancroft's, let us grant that *Euglena* actually does orient directly, that is, without trial, and see what bearing this has on the idea that "trial-and-error" reactions are more primitive than responses which have a more direct relation to the location of the stimulus. Any one who has studied the reactions of *Euglena* knows that under certain conditions a very large majority

of its reactions bear no observable specific relation to the localization of the stimulus, that is, they are of the "trial" type. Moreover it is undoubtedly true that this type of reaction plays a large rôle in the process of orientation in general. That is, if orientation occurs at all without an increase in the diameter of the spiral, it is probably certain that such occurrences are, under natural conditions, in the minority.

I am consequently unable to understand how, even if orientation in *Euglena* were found to be direct in all cases, this would prove that the "trial" reactions are not primitive, and that "differential response to localised stimulation" has not been evolved from such reactions, as Jennings maintains.

C. The Definition of Tropism.

The term tropism has been applied by different authors to almost every conceivable sort of response. There is so little unanimity in the interpretation of its meaning as applied to reactions in animals that practically every one who uses it finds it necessary first to state what sort of reactions he proposes to group under it. In my book "Light and the Behavior of Organisms" I have collected some seventeen different definitions of this term (1911, pp. 53—57). (A number of new ours have appeared since.) Bancroft (p. 384) maintains that in this collection I have "inextricably mingled definitions of the term and theories to account for the reactions". He intimates that the confusion in the use of the term is due largely if not entirely to such mingling, and proposes to settle the whole matter by distinguishing definition from theory. "Heliotropism", he says (p. 384), "will be used here as it is used by Loeb, and most authors who use the word, to indicate a certain kind of reaction, entirely apart from the theory which may be adopted to explain the way in which the reaction takes place". He maintains that "Loeb makes his use of the term clear in many places", and gives in support of his contention the following quotation (Loeb, 1910, p. 452); "Unter den Tropismen der Tiere verstehen wir die zwangsmäßige Orientierung gegen resp. die zwangsmäßige Progressivbewegung zu oder von einer Energiequelle". Finally he gives his own definition which is supposed to be in accord with Loeb's and which he asserts merely "indicates a certain kind of reaction, entirely apart from the theory which may be adopted to explain the way in which the reaction takes place". He writes (p. 384), "In this paper, then, Heliotropism includes those reactions in which there is a compulsory orientation with respect to the light, no matter how that orientation may have been brought about". Is this definition in accord with Loeb's? Is it in reality free from theory? Does it eliminate confusion regard-

ing the use of the term in question? Is it practicable and serviceable?

Bancroft's definition of tropism is no doubt in harmony with the ideas expressed by Loeb in the statement quoted above, but this statement contains only a part of Loeb's ideas concerning the use of this term and in presenting only this isolated selection it seems to me that Bancroft has unjustly misrepresented Loeb's views. Loeb says (1912, p. 38), "Two factors govern the progressive movements of animals (in light) . . .; one is the symmetrical structure of the animal, and the second is the photochemical action of light". If an animal is illuminated laterally, the light intensity received by the two eyes differs. Thus it is supposed to cause, through direct nervous connection, a difference in the tension of the muscles of the locomotor appendages on the two sides resulting in unequal rates of movement on these sides and eventually in orientation. The stimulating agent is supposed to act continuously, after orientation as well as during the process of orientation. Only those processes of orientation which are brought about in this way are considered to be tropisms. Bancroft maintains that Loeb does not exclude from tropisms orientations due to stimuli dependent upon the time rate of change of energy received by the sensitive tissue. He says (p. 418) "Loeb does not think, as has been assumed by some writers, that if a tropism is shown to be due to differential sensibility that by definition it ceases to be a tropism". Loeb however has stated in unequivocal terms that he does exclude such reactions. He says (1903, p. 135), "Heliotropism covers only those cases where turning to the light is compulsory and irresistible, and is brought about automatically or mechanically by the light itself. On the other hand, there are compulsory and mechanical reactions to light which are not cases of heliotropism; namely, the reaction to sudden changes in the intensity of light . . . In the former case the results are a function of the constant intensity, in the latter a function of the quotient of the change of intensity over time". Thus, according to these statements, Loeb considers as tropisms only those processes of orientation which are due to the continuous action of the stimulating agent on the sensitive tissue, symmetrically located on opposite sides of the body. He excludes all those processes of orientation which are due to stimuli dependent upon the time rate of change of energy in the sensitive tissue and all those which may be due to differential response to localised stimulation. Bancroft does not exclude these. His definition is in harmony with only one of the various features found in Loeb's.

The definitions of both of these authors however appear to me to involve, contrary to Bancroft's opinion, an explanation of

how orientation occurs. For is not the statement by Loeb that orientation must be a function of the constant intensity in order to be a tropism an attempt to explain the way in which the reaction takes place? As a matter of fact Loeb's writings on reactions are full of such attempts[2]). And does not Bancroft's idea that only "compulsory" orientations are tropisms imply a theoretical explanation? Every limiting adjective of this sort if it means anything at all necessarily implies explanation of some sort for if it did not how would it be possible to distinguish between compulsory orientation (tropisms), and orientations which are not compulsory. It is evident that both Bancroft and Loeb hold there are such, for if they did not the adjective "zwangsmäßig" and "compulsory" would mean nothing. Orientation and tropism would become synonymous and the phrase "heliotropic orientation" used so much by Bancroft (pp. 413, 414, etc.) would become "helio-orienting orientation", — a senseless combination.

In order to ascertain then whether or not a given orientation is a tropism it is necessary, in accord with these definitions, to ascertain among other things whether or not it is compulsory. How is this to be accomplished without theory and explanation? Unfortunately Bancroft does not tell us. Loeb, however, if I correctly, understand him holds that conscious orientation is not compulsory i. e. that psychic phenomena are involved as causal agents in such processes; and if this be true he must believe in free will and material indeterminism. Thus we find that these definitions, supposedly free from theory, involve a question literally steeped in theory, a question which has been discussed for ages and is still being discussed, a question which all experimental methods have failed to solve for any case even under the most favorable circumstances; and yet Bancroft would persuade us that "compulsory orientations" are certain kinds of reactions, that, without theory or explanation, can be separated from orientations which are not compulsory.

No more convincing illustration of the futility of this definition can be desired than is found in the fact, as I shall show presently, that Ewald, who accepts this definition, does not agree with Bancroft in classifying the orienting reactions of *Euglena*, in spite of the fact that he was his colleague and worked in the same laboratory.

There are, in my opinion, only two definitions of tropism that avoid theory. In one this term is used synonymously with orien-

2) A number of examples may be found in my book (1911, pp. 28—35). See also Loeb (1912, pp. 38—46).

tation, in the other synonymously with reaction; and if this be true, it would be a simple matter to extricate them, no matter how much they may be mingled with others in my collection of definitions. Accordingly the "inextricable mingling" to which Bancroft refers is of no serious consequence.

If, then, it is impossible do distinguish between compulsory and non-compulsory orientation, Bancroft's definition of tropism is impracticable, and there are many others of the same nature, for example, the most recent one by Torrey (1914, p. 120) in which he proposes to make predictability the criterion of tropisms. Thus he would call all processes of orientation which can be predicted tropisms. The impracticability of such a criterion is evident to anyone who is familiar with the activity of animals. I suppose the rational reactions of man can be as accurately predicted as any, and yet the strongest advocates of tropisms have always attempted to exclude such reactions. Is it not true that all responses in all organisms can be predicted within a certain degree of probability, and is it not equally true that none, except in a very general sense can be predicted with certainty? How then is one to know precisely which, in accord with this criterion, are to be considered elect and which not? And what probability is there that two different investigators would select the same? The following sentence from Parker is apt in this connection (1914, p. 384): "Woe be to him if he begins to tell what a given animal at a given moment will do!"

Many seem to think that tropisms[3]) are a specific sort of reactions, elementary in character and quite different from those heretofore marshalled under the familiar terms, reflex action, random movement, trial reactions, orientation, etc., and yet every attempt to bring together under a specific definition a group of reactions having these characteristics and differing from others already known has signally failed. The term is in fact, as previously stated, at present used in so many different senses that everyone finds it necessary to indicate in which sense he proposes to use it. Thus it has become a burden rather than a help and it would seem advisable to drop it altogether. There is no more necessity for it in the study of the reactions of lower organisms than there is in the study of the higher forms, and in the study of these we succeed very well without it. If "tropism" is to be used synonymously with "orientation" or "reaction", — and these senses are the only ones regarding which there is any considerable amount of agreement — why not use in place of it these terms which have

3) Warren (1914, p. 96) classifies reactions as follows: "tropisms, reflexes instincts, intelligent action, and rational volition."

a fairly definite meaning? Thus in place of tropism we would have orientation or reaction, in place of positive or negative phototropism, geotropism, etc., we might use positive or negative orientation or reaction to light, gravity, etc.; and in place of positively or negatively phototropic, geotropic, etc., we might use photo-, geo-, negative or positive, etc., or merely negative or positive reaction to light, gravity, etc. These terms are purely descriptive, and there could be no confusion as to their meaning. Thus the controversy regarding the definition of "tropisms" would end and attention would be focussed on the various processes involved in orientation and reactions.

The desirability of this is made strikingly evident by the contents of a recent paper by Ewald (1913) referred to above. In this article Ewald, like Bancroft, throws to the wind most of Loeb's ideas regarding "tropisms". He says (p. 583), „Es ist ein Irrtum, wenn von verschiedenen Autoren die Tropismentheorie selbst mit den angeführten Argumenten Loeb's identifiziert wird." And, like Bancroft, he defines tropisms (p. 584) as compulsory orientation: „Tropismus ist (ohne Rücksicht auf den Mechanismus der Reaktion), der Ausdruck für eine zwangsweise Richtungsbewegung in bezug auf eine Energiequelle." He closes the article with the following startling statement (p. 597): „Nachdem kürzlich Bancroft auch die von Jennings und Mast auf Grund ihrer Versuche an *Euglena* erhobenen Einwände gegen die Tropismenlehre durch exaktere Experimente widerlegt hat, dürfte die Bahn nunmehr wieder auf einige Zeit für die rein experimentelle Arbeit frei sein."

Thus it is evident that Ewald holds that orientation due to a series of shock-reactions as described by us for *Euglena* opposes his tropism theory (compulsory orientation) for all that we have shown is that orientation in *Euglena* is due, at least at times, to shock-reactions. Bancroft, however holds that they are in full harmony with this theory. He says (p. 385), "Does *Euglena* become oriented to light as directly as its method of orientation admits; or does it orient indirectly, by the method of trial and error? In either case the reaction will be heliotropic, but the method of orientation will be different?" (Italics are mine).

If these two investigators, closely associated in the same laboratory as they were, differ so radically in the interpretation of their own definition of the term tropisms, what might be expected of others? Could anyone desire a more striking illustration of the futility of attempting under present conditions to convey by the use of this term, anything but the vaguest sort of an idea.

It may be said, however, if Ewald means by compulsory orientation merely that there are no psychic phenomena involved in

the process there is nothing in the writings of either Jennings on myself that in any way opposes his theory. As a matter of fact our work has no direct bearing on this question.

But the most surprising statement I have yet seen is that found in the quotation given above, in which Ewald implies that it was necessary to refute our conclusions in order to put the study of behavior on an experimental basis. Is it really possible for anyone at all familiar with the searching and ingenious experimental work of Jennings on behavior to hold such an opinion!

Literature cited.

Bancroft, F. W., 1913. Heliotropism, Differential Sensibility, and Galvanotropism in *Euglena*. Jour. Exp. Zool., Vol. 15, pp. 383—428.

Candolle, A. P. de, 1832. Physiologie végêtal. A German translation by Röper, pub. in 1835.

Darwin, Charles and Francis, 1880. Power of Movement in Plants. London. 592 pp.

Davenport, C. B., 1897. Experimental Morphology. Vol. 1. New York. 280 pp.

Engelmann, T. W., 1882. Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29, pp. 387—400.

— 1883. *Bacterium Photometricum*. Ibid., Bd. 30, pp. 95—124.

Ewald, W. F., 1913. Ist die Lehre vom tierischen Phototropismus widerlegt? Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen, Bd. 37, pp. 581—598.

Holt, E. B., and Lee, F. S., 1901. The Theory of Phototactic Response. Amer. Jour. Physiol., Vol. 4, pp. 460—481.

Jennings, H. S., 1904. Contribution to the Study of the Behavior of Lower Organisms. Carnegie Inst. of Washington, Pub. Nr. 16, 256 pp., 81 figures.

— 1906. Behavior of the Lower Organisms. New York 366 pp.

Loeb, J., 1906. The Dynamics of Living Matter. New York. 233 pp.

— 1910. Die Tropismen. Handb. d. vergl Physiologie. Herausgeg. von Hans Winterstein, Bd. 4, pp. 451—519.

— 1912. The Mechanistic Conception of Life. Chicago. 232 pp.

— and Ewald, W. F., 1914. Über die Gültigkeit des Bunsen-Roscoe'schen Gesetzes für die heliotropische Erscheinung bei Tieren. Zentr. f. Physiol., Bd. 27, pp. 1165—1168.

Mast, S. O., 1907. Light Reactions in Lower Organisms. II. *Volvox*. Jour. Comp. Neur. and Psych., Vol. 17, pp. 99—180.

— 1911. Light and the Behavior of Organisms. New York. 410 pp.

— 1912. Behavior of Fire-Flies (Photinus Pyralis)? with Special Reference to the Problem of Orientation. Jour. An. Behav., Vol. 2, pp. 256—272.

Parker, G. H., 1914. Experimentalism in Zoology. Science, N. S., Vol. 39, pp. 381—385.

Sachs, J. v., 1887. The Physiology of Plants. Trans. by H. M. Ward Oxford. 836 pp. Original edition, 1882.

Torrey, H. B., 1907. The Method of Trial and the Tropism Hypothesis. Science, N. S., Vol. 26, pp. 313—323.

— 1913. Trials and Tropisms. Science, N. S., Vol. 37, pp. 873—876.

— and Hays, Grace P., 1914. The Role of Random Movements in the Orientation of Porcellio Scaber to Light. Jour. An. Behav., Vol. 4, pp. 110—120.

Verworn, M., 1899. General Physiology. Trans. by F. S. Lee. New York. 615 pp. Original edition, 1894.
Warren, H. C., 1914. The Mental and the Physical. Psyc. Rev. Vol. 21, pp. 79—180.

Dysteleologen in der Natur.

(Zur Psychobiologie der Hummeln II.)[1])

Von Prof. Dr. H. v. Buttel-Reepen, Oldenburg i. Gr.

Die nachstehenden Ausführungen sollten im baldigen Anschluss an die unten bezeichnete Veröffentlichung, die sich insonderheit mit dem großen Werke Wladimir Wagner's (1907) über die Hummeln beschäftigte, erfolgen. Sie liegen auch seit dem Jahre 1908 druckfertig da, aber die biologische Nachuntersuchung eines besonderen Falles, die nicht gerade notwendig aber doch wünschenswert erschien, verzögerte die Herausgabe. Nun kann der Biologe aber, sofern es sich um Beobachtungen in der freien Natur handelt, die Tatsachen nicht zwingen. Es ist manchmal reine Glückssache, ob es ihm gelingt, das Gewollte zu beobachten, und oft vergehen Jahre geduldigen Wartens, ehe er zum Ziele gelangt. Eine neuerliche Durchsicht nachstehender Erörterungen zeigte mir aber, so glaube ich, eine genügende Geschlossenheit der Beweisführung, so dass sie hiermit unverändert erfolgen, zumal die gewünschte Beobachtung in genügender Weise inzwischen gemacht werden konnte.

Es lag mir vor allem auch daran, den Nachweis zu führen, dass die *Apis mellifica* nicht unter die primären Dysteleologen zu rechnen ist, wie das häufig geschieht. Meine Beobachtungen seit 1908 haben mich weiter in dieser Auffassung bestärkt.

Die wunderbaren Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten, die uns eine erstaunliche Gesetzmäßigkeit enthüllen, haben seit Sprengel's Zeiten eine große Anzahl von Beobachtern gefesselt und die Tatsache, dass viele Blumen hinsichtlich der Befruchtung auf Insekten mehr oder minder ausschließlich angewiesen sind, steht gefestigt da.

Diese auch aus ästhetischen Gründen so überaus reizvollen, in gesetzmäßigen Bahnen verlaufenden Beziehungen finden sich nun in befremdender Weise durchbrochen. Diese „Ungesetzlichkeit", die sich als eine Unzweckmäßigkeit ergibt, besteht darin, dass gewisse Insekten, anstatt die Erlangung des Nektars auf dem gewöhnlichen Wege vorzunehmen und damit zugleich — durch Übertragung des Pollens die Befruchtung zu erzielen, von außen in die Röhre (Korolle) der Blumenkrone einbrechen und so den Nektar „stehlen", ohne sich durch eine Gegenleistung erkenntlich gezeigt zu haben.

1) Vgl. Biol. Centralbl. 27. Bd., Nr. 18 u. 19, 1907.

Durch diese Prozedur bleiben die Blüten natürlich unbefruchtet und wenn nicht andere Insekten die Befruchtung vornähmen oder nachträgliche Selbstbefruchtung, die bei einigen Blüten möglich ist, vor sich ginge, würde die Pflanze aussterben.

Das nähere Studium dieser Verhältnisse ergibt mancherlei Merkwürdiges und Umstrittenes.

Als „ungesetzliche" Blütenröhren-Anbeißer, als „Dysteleologen" (Herm. Müller) kommen im wesentlichen eine Anzahl von Hummelarten in Betracht. Unter „Dysteleologen" begreife ich nicht nur die selbsttätig Vorgehenden (primäre Dysteleologen), sondern auch solche, die lediglich Nutzen aus der Einbrechertätigkeit der anderen Insekten ziehen, wie das weiterhin über *Apis mellifica* L. Ausgeführte darlegen möge (sekundäre Dysteleologen).

An der Hand einer der neueren Ansichten über die psychobiologischen und biologischen Gründe und Ursachen dieser Vorgänge möge hier das Einschlägige behandelt werden.

Wladimir Wagner's psychobiologische Erörterungen über das Anbeißen der Kronröhren. In seiner umfassenden Arbeit über die Psychobiologie der Hummeln[2]) bespricht Wagner auch diese auffällige Erscheinung und kommt zu folgender Anschauung.

W. Wagner beobachtete eine Hummel — *Bombus terrestris* — auf „*Melampyrum nemorosum*", wie sie durch Einbruch in die Korolle den Nektar gewann, „bisweilen flog sie auch davon, nachdem sie sich einem Blumenkelche genähert hatte, ohne jedoch den Rüssel in die hier früher angebrachte Öffnung hineinzusenken. Als die Hummel . . . sich auf einige Blüten niederließ, bemerkte sie (ohne jedoch dabei mit dem Rüssel oder mit den Antennen in das Innere der Blüten einzudringen), dass diese bereits ausgenutzt waren, worauf sie sich in die Luft erhob und davonflog." Wagner ist nun der Ansicht, dass hier das „Sehvermögen" keine Rolle spiele, da die „Öffnungen nicht selten von den Spitzen der Kelchblätter bedeckt seien, sondern nur das Geruchsvermögen in Frage komme, „wobei die Hummeln jedoch genötigt sind, ganz dicht an die Blüte heranzufliegen."

Dass hier nur das Geruchsvermögen maßgebend sein soll, steht im Widerspruch mit anderen Beobachtungen. Es scheint mir, dass Wagner eine besondere Eigentümlichkeit der in Frage kommenden Blüten übersehen hat, welche in augenfälliger Weise gerade auf eine Betätigung des Sehvermögens hinweist. Darüber weiterhin. Es heisst dann ferner bei Wagner: „. . . es sind nicht die Hum-

2) **Wagner, Wladimir.** Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche. Zoologica, Heft 46. III u. 239 S. 1 Taf. u. 136 Textfig. Stuttgart 1907.

meln im allgemeinen, welche, um an Zeit und Arbeit zu sparen" (sic), „Öffnungen durch die Blumenkronen gewisser Gewächse nagen" . . . „in unserem Faunengebiet wenigstens" (Mittelrussland) „und soviel ich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen annehmen kann, besitzt nur eine Hummelart, und zwar *Bombus terrestris*, die Fähigkeit, die erwähnten Öffnungen anzufertigen. Ich wenigstens habe noch nie beobachtet, dass *Bombus lapidarius, Bombus sylvarum* oder *Bombus muscorum* sich auf die Blüten von *Melampyrum nemorosum* setzten, welche ganze Waldwiesen wie mit einem dichten Teppich bedeckten. Ich habe diese Art stundenlang beobachtet und habe nur ein einziges Mal gesehen, wie ein Exemplar von *Bombus muscorum* sich auf eine Blüte dieser Pflanze niederließ, den Versuch machte, auf die gewöhnliche Art und Weise durch die Blütenkrone in den Honigbehälter einzudringen und nachdem dieser Versuch misslungen war, davonflog. Keine einzige dieser Hummeln setzte sich an den basalen Teil der Krone der genannten Blüten, an welchen sich Öffnungen befanden und wohin *Bombus terrestris* in Massen geflogen kam. Dieser Erscheinung kommt, wenn sie durch andere Beobachtungen bestätigt wird, meiner Ansicht nach eine ungeheure Bedeutung zu."

Wir werden gleich sehen, dass diese „Erscheinung" keine Bedeutung hat und dass sie, wie so manches andere in dieser umfangreichsten Schrift, die wir über die Hummeln besitzen, nur anscheinend infolge nicht ausreichender Beobachtung und Außerachtlassung der notwendigsten Berücksichtigung früherer Arbeiten, die Bezug auf das Gebiet haben, eine vermeintliche Bedeutung gewinnt (vgl. a. 11). Erhalten wir doch in diesem übrigens in mancher Hinsicht recht beachtenswerten Werk nicht einmal unzweifelhafte Klarheit über das Hummelmaterial, welches den Ausführungen zugrunde liegt. W. Wagner bemerkt hierüber nur Nachstehendes: „. . . den hauptsächlichsten Gegenstand meiner Studien bildeten nur folgende Hummelarten: *Bombus terrestris*, *B. lapidarius*, *B. muscorum*, *B. sylvarum* Walck." Eine Bezeichnung „*B. sylvarum* Walck." war mir, ehrlich gesagt, gänzlich unbekannt, wird sie doch, als inkorrekt, nie benutzt und findet sich nicht einmal als Synonym weder in der Schmiedeknecht'schen Monographie (2), ebenfalls nicht in der Hoffer'schen (3) noch auch in dem synonymen Katalog von Dalla-Torre und Friese (4). Es bedurfte weiterer Bemühungen, um festzustellen, dass es sich hier um *B. silvarum* L. handele. Da W. Wagner in seinem Werke sonst in diesem Sinne keinerlei Autorenbezeichnung überhaupt gebraucht, eine summarische Bezeichnung aber so völlig ungewöhnlich ist, entsteht ein Zweifel, ob die Autorenangabe „Walck" sich auf alle genannten Formen beziehen soll. *B. muscorum* Walck wäre dann gleich *B. muscorum* F., es käme event. aber auch in

Frage: *B. muscorum* Schenk = *B. variabilis* Schmiedk.; *B. muscorum* L. = *B. agrorum* F. u. s. w.

Korrespondieren die W. Wagner'schen Formen alle tatsächlich mit den jetzt seit Jahrzehnten gebräuchlichen korrekten Benennungen, so würden sie folgenden entsprechen: *B. terrestris* L., *B. lapidarius* L., *B. muscorum* F. und *B. silvarum* L. Dieses hier nur nebenbei. Wagner konstatiert nunmehr, dass die Einbruchsöffnungen oft in verschiedener Weise vorhanden sind, d. h. nicht stets in der größten Nähe der Nektarien, sondern sogar dort, z. B. vorne an der röhrenförmigen Blumenkrone, wo sie gar keinen Zweck haben und vor allen Dingen finden sie sich auch schon, wie übrigens längst bekannt, an noch geschlossenen Blüten, die „sich erst nach einem, zwei oder mehr Tagen öffnen werden" und die nach Wagner's Ansicht noch keinen Honig enthalten. Wagner stellt nun folgende Frage: „Wovon legen diese Erscheinungen Zeugnis ab?" und beantwortet sie wie folgt: „Augenscheinlich davon, dass die Hummeln die Blüten durchnagen, ohne einen Begriff davon zu haben, ob dieselben Honig enthalten oder nicht; mit anderen Worten, sie durchnagen die Blütenkrone bereits zu einer Zeit, wo noch keinerlei Veranlassung zur Aufstellung eines Vernunftschlusses (sic), betreffend die Zweckmäßigkeit ihrer Arbeit, vorliegt. Man wird ja in der Tat nicht voraussetzen können, dass die Hummeln befähigt seien, etwa folgende Betrachtung anzustellen: „Diese Blüte ist noch nicht zur vollen Entwickelung gelangt und enthält keinen Honig; immerhin will ich eine Öffnung anbringen, um das Eindringen zum Honig zu erleichtern, wenn auch nicht mir, so doch irgendeiner von meinen Genossinnen." Wenn Wagner den Hummeln (allerdings irrtümlich) „komplizierte Vernunftschlüsse" zubilligt, müsste er logischerweise auch derartige Überlegungen zugestehen.

„An der Hand dieser Erscheinung, so sagt Wagner weiter, „werden wir offenbar an der Formel Darwin's eine weitere Korrektur vornehmen müssen, so dass dieselbe in ihrer endgültigen (sic) Gestalt folgendermaßen lauten wird: *Bombus terrestris* und seine Varietäten (nicht aber die Hummeln überhaupt) besitzt den speziellen Instinkt, in der Blütenkrone gewisser Blumen Öffnungen anzubringen, ohne Rücksicht darauf, ob diese Blüten Honig enthalten oder nicht (aber durchaus nicht zu dem Zwecke, um den Zugang zu dem Honig zu erleichtern), obgleich diese Öffnung den Hummeln späterhin beim Einsammeln des Honigs von Nutzen sein kann" (!! v. B.).

„Auf welche Weise konnte sich nun ein so merkwürdiger Instinkt herausbilden? Offenbar auf demselben Wege, wie ein jeder anderer Instinkt, d. h. durch ein zufälliges Abweichen von den Gewohnheiten, welches sich für die Art als vorteilhaft erwies" (? v. B.).

Wagner schließt dann u. a. seine Betrachtungen mit folgendem.

„Eine Menge Beobachtungen über Hummeln aller Arten beweisen uns, dass diese Insekten die Fähigkeit besitzen, mit Hilfe ihres Geruchssinnes festzustellen, ob eine Blüte Honig enthält oder nicht; in letzterem Falle verlassen sie die Blüte unverzüglich und fliegen weiter."

„Die einzige ‚Ausnahme' in den Erscheinungen dieser Kategorie bilden jene Fälle, wo *Bombus terrestris* noch unentwickelte Blüten derjenigen Pflanzenarten besucht, bei welchen sie die Blütenkronen zu durchnagen pflegen: hier fliegen sie nicht nur nicht fort, nachdem sie keinen Honig gespürt haben — in einer unentwickelten Blüte kann das Vorhandensein von Honig, selbst wenn solcher anwesend wäre, nicht festgestellt werden —, sondern sie beginnen sogar die Blütenkrone zu durchnagen. Diese „Ausnahme" bildet natürlich gar keine Ausnahme, sondern sie stellt eine Neubildung dar, welche mit der Psychologie bereits seit langer Zeit eingebürgerter, das Einsammeln von Nahrung durch die Hummeln begleitender Handlungen durchaus nichts zu tun hat. Hierdurch erklärt sich natürlich auch der Umstand, woher wir diese Neubildung ausschließlich nur bei einer Gruppe der Hummeln und nicht bei allen beobachten, und woher dieser Instinkt bei dieser Gruppe mit allen übrigen, die Nahrungsgewinnung begleitenden und für alle Hummeln gemeinsamen Instinkten im Widerspruche steht."

Wir werden sehen, dass diese Wagner'schen Beobachtungen und Betrachtungen fast durchweg Irrgänge sind. Seine psychologischen Definitionen sind überdies schon deshalb unannehmbar, weil „komplizierte Vernunftschlüsse", Überlegungen über Zeit- und Raumersparnisse, zugleich als „Instinkts"-Vorgänge angesehen werden. Die moderne Tierpsychologie dürfte doch mit derartigen Anthropomorphismen längst aufgeräumt haben (vgl. a. 13).

In der fälschlichen Meinung, hervorgerufen durch die anscheinende Unkenntnis der einschlägigen grundlegenden Werke von Darwin[3]) (5), Herm. Müller (7, 9), Hoffer[3]) (3), Schmiedeknecht (2) u. s. w., dass nur *Bombus terrestris* Blüten anbeißt, sagt Wagner schließlich:

„Wie könnte man dann in der Tat erklären, warum Insekten einer und derselben Gattung, welche eine sehr übereinstimmende Lebensweise führen und die gleichen Instinkte und Angewohnheiten besitzen, sich durch ihre geistigen Fähigkeiten so stark voneinander unterscheiden? Die Art *Bombus terrestris* erweist sich als befähigt, komplizierte Vernunftschlüsse zu konstruieren, während die übrigen

3) Darwin und Hoffer's Hauptwerke werden von Wagner nur nach den dürftigen Auszügen von Pérez zitiert. Aus vielen Stellen des Wagner'schen Werkes geht hervor, dass der Inhalt dieser Werke nicht beachtet ist.

Arten nicht nur außerstande sind, selbst irgendwelche derartigen Schlüsse zu ziehen, sondern nicht einmal befähigt sind, zu verstehen, wie sie die Resultate eines bereits ausgeführten Vernunftschlusses für sich verwerten könnten. Die eine Hummelart hat überlegt, einen Vernunftschluss gezogen und gehandelt, während eine andere im Verlauf vieler Jahrhunderte nicht begreifen lernt, dass durch eine fertige Öffnung der Zugang zum Honigbehälter für jede beliebige andere Hummelart in gleicher Weise erleichtert wird, wie für *Bombus terrestris*. Dieser Umstand gestattet es nicht mehr, allgemeine Betrachtungen über die Erscheinung anzustellen, wie dies von Herrn Pérez u. a. m. so weitläufig geschieht, sondern ich erblicke darin eine ganz neue Tatsache" u. s. w. Am Ende wird Pérez, der hinsichtlich des Anbeißprozesses intelligente Handlungen voraussetzt[4]), zurückgewiesen als ein Blinder, der über Farben urteilt, da „in diesem Falle, wie überhaupt immer, eine Beurteilung der Tätigkeit von Insekten ad hominem dem Urteile eines Blinden über Farben gleichzustellen ist. Es heisst dann noch: „Bereits wiederholt musste ich auf Irrtümer in den Anschauungen des großen Biologen des 19. Jahrhunderts, Ch. Darwin, über die Natur der psychischen Fähigkeiten bei den wirbellosen Tieren, über die Eigenschaften der Instinkte und über deren Entstehung hinweisen" u. s. w.

Diese charakteristischen Äußerungen mögen genügen. Ich frage nur: Ist es nicht auch ein Schluss „ad hominem", wenn eine einzige! Hummelart unter Vielen als ein Wesen bezeichnet wird, das „überlegte Handlungen" und „komplizierte Vernunftschlüsse" ausführt? Hier urteilt doch „l'homme" Wagner unter Hineinlegung menschlicher Betrachtungsweise rein von sich aus, d. h. auf Grund völlig unzulänglicher Erfahrungen. Wir werden gleich sehen, wie es schon im vorstehenden angedeutet wurde, dass die ganzen Beobachtungen und Schlüsse auf unrichtiger Basis aufgebaut wurden. Hören wir vorerst Darwin etwas eingehender.

Charles Darwin's Ansichten und Beobachtungen über das Erlangen des Nektars auf dysteleologischem Wege. In seinem bekannten Werke über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich (5) bespricht Darwin die in Frage stehenden Erscheinungen und meint, dass „der Beweggrund, welcher Bienen (hier ist nicht die Honigbiene, sondern es sind Hummeln [humble-

4) „Nous sommes bien loin de cet instinct aveugle, inconscient, immuable, que certains naturalistes attribuent aux animaux, et plus particulièrement aux insectes, leur refusant par suite tout acte relevant de l'intelligence. Nous ne voyons d'aveugle ici que l'esprit de système, l'homme et non la bête" (3, p. 123). Diese Ausführungen von Pérez sind immerhin viel annehmbarer als die Wagner'schen. Zwischen einer primitiven Intelligenz und „komplizierten Vernunftschlüssen" ist ein großer Unterschied.

bee oder bumble-bee] gemeint) dazu treibt, Löcher durch die Blütenkronen zu nagen, der zu sein scheint, Zeit zu ersparen, denn sie verlieren viel Zeit bei dem Hinein- und Herauskriechen an großen Blüten und durch das Hineinzwängen ihrer Köpfe in geschlossene. Soweit ich es beurteilen kann, waren sie imstande, bei einer *Stachys* und *Pentastemon* nahezu zweimal so viele Blüten zu besuchen, wenn sie sich auf der Oberfläche der Blütenkrone niederließen und durch die eingeschnittenen Löcher sogen, wie wenn sie auf die gewöhnliche Weise eingedrungen wären. Nichtsdestoweniger muss jede „Biene" (Hummel), „ehe sie reichliche Übung hat, einige Zeit damit verlieren, jede neue Durchbohrung auszuführen, besonders wenn die Durchbohrung durch beides, sowohl den Kelch als die Korolle gemacht werden muss. Diese Handlung erfordert daher Voraussicht; für das Vorhandensein dieser Fähigkeiten haben wir bei ihren bauenden Operationen reichliche Beweise; und können wir nicht noch weiter glauben, dass irgendeine Spur ihres sozialen Instinktes, d. h. dass sie zum Besten anderer Glieder der Gemeinde arbeiten, hier gleichfalls eine Rolle spielen könnte?"

Wir sehen, dass Darwin ebenfalls intelligente Prozesse annimmt, denn psychische Qualitäten, die eine berechnende „Voraussicht" einschließen, die sogar den Wert der Zeit und der Arbeit („um Zeit zu sparen") umfassen, sind wir gewöhnt, nur bei intelligenten Wesen zu suchen und zu finden. Derartige hochstehende psychische Prozesse kommen aber bei den staatenbildenden Insekten nach meiner und anderer Beobachter Ansicht (Wasmann, Forel) wohl nicht in Betracht.

Über die rein technische Geschicklichkeit sagt Darwin ebenda: „Wahrscheinlich verdanken Bienen" (hier sind wieder ausschließlich Hummeln gemeint, v. B.) „ihre Geschicklichkeit, Löcher durch Blüten aller Arten zu beißen, dem Umstande, dass sie lange Zeit den Instinkt geübt haben, Zellen und Höhlen von Wachs zu bauen oder ihre alten Kokons mit Wachsröhren zu vergrößern; denn sie werden hierdurch gezwungen, an der Innen- und Außenseite des nämlichen Gegenstandes zu arbeiten."

Auf die eigentlichen Beobachtungen Darwin's über die Dysteleologen gehe ich weiterhin ein.

Hermann Müller's Untersuchungen über das Anlagen der Corollen.

Man sagt wohl kaum zuviel, wenn man Hermann Müller als einen Klassiker auf dem Gebiete der Blütenbiologie bezeichnet. Sein längst vergriffenes ausgezeichnetes Werk über „die Befruchtung der Blumen durch Insekten" (7) ist vor einigen Jahren neu auferstanden in dem „Handbuch der Blütenbiologie" von Knuth(8), das auch die uns hier näher interessierenden: „Weiteren Beobachtungen Herm. Müller's über die Befruchtungen der Blumen durch

Insekten“ (9) mit verarbeitet zeigt. Ich möchte auch auf ein inzwischen erschienenes vortreffliches Werk von O. Kirchner (19) hinweisen, das eine kürzere Übersicht mit sehr guten Abbildungen gibt.

Wie vorhin erwähnt, baut Wagner auf seiner Beobachtung, dass nur *Bombus terrestris* die Korollen von *Melampyrum nemorosum* L. und anderer Blumen anschneidet und sonstige Hummeln nicht einmal diese Einschnitte benutzen, eine Reihe von biologischen und psychologischen Folgerungen auf. Nun wimmelt aber die einschlägige Literatur geradezu von Angaben, dass nicht nur *B. terrestris* L. Dysteleologe ist, sondern auch *B. lapidarius* L., ferner *B. pratorum* L., *B. rajellus* Ill. (= *B. derhammellus* K.), *B. scrimshiranus* K., *B. agrorum* F., *B. mastrucatus* Gerst., *B. alticola* Kriechb., *B. soroënsis* F. var. *proteus* Gerst., *B. lapponicus* F., *B. mesomelas* Gerst. und sogar *Psithyrus rupestris* F. (Schmarotzerhummel), wie auch *Apis mellifica* L.

Auf *Melampyrum nemorosum* L., also derselben von Wagner erwähnten Pflanze, verzeichnet Herm. Müller folgende Besucher (9. III., p. 38 u. 39): ... „*Hymenoptera*: Apidae 2. *Apis mellifica* L. ☿, durch Einbruch sgd. (saugend), Kitzingen 17./7. 73. 3. *Bombus lapidarius* L. ♀☿, saugen durch ein Loch, welches sie einige Millimeter über dem Kelchrande in die obere Kante der Blumenkrone beißen. Wö. (Wöllershof in der bayer. Oberpfalz) 22./7. 73. 4. *B. hortorum* L. ☿ normal sgd.! Kitzingen 17./7. 73. 5. *B. muscorum* L. (*agrorum* F.) ☿, durch Einbruch sgd., wie *B. lapidarius*. Wö. 22./7. 73. 6. *B. pratorum* L. ♀♂, durch Einbruch sgd., Fichtelgeb. 27./7. 73. 8. *B. terrestris* L. ♀☿ durch Einbruch sgd., auch Psd. (Pollensammelnd), häufig. Kitzingen 17./7. 73; ♂ durch Einbruch sgd. Fichtelgeb. 27./7. 73. 9. *Psithyrus rupestris* F. ♀ durch Einbruch sgd., daselbst.“

Also an den verschiedensten Orten konstatierte Herm. Müller eine Reihe der verschiedensten Hummeln (Weibchen, Arbeiter und Männchen) als Dysteleologen! Wo bleibt da die „ungeheure Bedeutung“ der Beobachtung Wagner's?! Aber weiter: Darwin wird von Wagner „grober Ungenauigkeit“ geziehen (S. 48), weil er von den „Hummeln im allgemeinen“ als Einbrechern spricht. Wagner nimmt dann (nach vorhergegangener Einschränkung aber diese Vorsicht schließlich vergessend) eine „endgültige“! Korrektur an dieser Äußerung Darwin's, die eben in der angezogenen Angabe besteht, dass nur „*B. terrestris*“ Einbrecher sei. Nun ist erstens aber Darwin viel besser orientiert als Wagner, wie sich aus dem Studium seines erwähnten Werkes ergibt, und zweitens behauptet Darwin nirgends, dass die „Hummeln im allgemeinen“ oder „die Hummeln überhaupt“ Blüteneinbrecher seien. Wagner korrigiert Darwin auch hier also zu Unrecht.

Selbst wenn Darwin das aber wirklich gesagt hätte, wäre es immer noch ein richtigerer Ausspruch als der Wagner'sche, dass nur eine Hummelart aus Blüten Nektar durch Einbruchslöcher hole.

Darwin aber war es sehr wohl bekannt, dass *B. hortorum* L. niemals in Blüten durch seitlichen Einbruch Nektar zu gewinnen sucht, da er auch die Herm. Müller'schen Beobachtungen hierüber sehr wohl kannte. Die auf der Hand liegende, W. Wagner völlig verborgen gebliebene Lösung dieser Vorgänge ergibt sich aus der bei den verschiedenen Hummelarten verschiedenen Rüssellänge. Nach W. Wagner soll, wie die vorhin erwähnten Angaben darlegen, beim Anbeißen der Korollen das Gewinnen des Nektars erst in zweiter Linie mehr „zufällig" in Frage kommen u. s. w., und jene Gewohnheit soll eine „zufällige" Instinktsabweichung sein, andererseits aber auch ein überlegter, komplizierter Vernunftsschluss bei nur einer Art, während die anderen Hummelarten psychisch weit darunter stehen sollen!

Überschaut man folgende Liste (8), so wird es völlig klar, dass hier tatsächlich nur die Rüssellänge die wesentliche Rolle spielt, wie sich das auch aus den anschließenden Ausführungen zur Evidenz ergibt. Ich glaube kaum, dass unter den Blütenbiologen hierüber eine Meinungsverschiedenheit herrscht.

Hummelart	Arbeiter Rüssellänge	Weibchen Rüssellänge
Bombus terrestris	8—9 mm	9—11 mm
„ *hypnorum*	8—10 „	11—12 „
„ *mastrucatus*	9—10 „	10—12½ „
„ *alticola*	9—11 „	11—13 „
„ *lapidarius*	10—12 „	12—14 „
„ *pratorum*	8—12 „	12—14½ „
„ *silvarum*	10—12 „	12—14 „
„ *proteus* (soz. var.)	11—13 „	13—14 „
„ *derhamellus* K.	12—13 „	13—14 „
„ *agrorum*	12—13 „	13—15 „
„ *hortorum*	14—16 „	19—21 „

Hiernach ist es einleuchtend, dass *B. hortorum* sich keines Einbruchs zu bedienen braucht, und in der Tat, wie schon erwähnt, noch „niemals" (Knuth I, p. 195) als Dysteleologe ertappt worden ist[5]); andererseits ist es aber auch begreiflich, dass die Hummelart mit kürzestem Rüssel — *B. terrestris* L. — auch mit am stärksten an den Blüteneinbrüchen beteiligt sein muss. Sie wird hierin nur noch von der mehr alpinen Hummel *B. mastrucatus* Gerst. übertroffen, die, trotzdem sie einen etwas längeren Rüssel als die Erd-

5) Im Widerspruch hiermit steht die, soviel ich sehe, einzige, wohl irrtümliche Beobachtung von Gerstäcker.

hummel hat, dennoch verhältnismäßig mehr Blüten „bestiehlt“ als jene.

Herm. Müller (7, p. 119) liefert folgende Erklärung des Anbohrens der Korollen. *Aquilegia vulgaris* L. sondert den Nektar am äußersten Ende des 15—22 mm langen Spornes ab. „Ich fand an den Blüten daher nur *B. hortorum* L. ♀ (mit 19—21 mm langem Rüssel) sehr häufig und *B. agrorum* F.“ (also jetzt *B. muscorum* L.) „♀ (mit 12—15 mm langem Rüssel) weit seltener in normaler Weise an den Blüten saugen und die Befruchtung bewirken. *B. terrestris* L. ♀ (mit nur 7—9 mm langem Rüssel)[6]) sah ich auf die Oberseite einer *Aquilegia*-Blüte fliegen, mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, als sie hier nichts fand, an die Unterseite der Blüte kriechen, den Kopf in einen Sporn stecken; da sie hier wieder nichts fand, nochmals auf die Oberseite kriechen, nochmals vergeblich mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, endlich aber den Sporn an der Umbiegungsstelle anbeißen, die Rüsselspitze in das gebissene Loch stecken und auf diesem Wege den Honig stehlen. An den übrigen Spornen derselben Blüte und an jeder folgenden Blüte wiederholte sie nun ohne weiteres Besinnen die Honiggewinnung durch Einbruch. Wahrscheinlich hatten die zahlreichen Exemplare von *B. terrestris* L. ♀, welche ich vor- und nachher mit dem Anbeißen der Sporne beschäftigt sah, auch erst durch Probieren gelernt, wie sie den Honig erlangen konnten“[7]).

Bei *Primula elatior* Jacq. konstatierte Herm. Müller (7, p. 347) folgendes: „*B. terrestris* L. bricht etwas über dem Kelche ein Loch in die Blumenröhre, manchmal mit den Oberkiefern beißend, manchmal aber auch mit den Kieferladen bohrend, und gewinnt dann den Honig, indem sie den Rüssel durch dieses Loch steckt. Einige Male sah ich auch *B. terrestris* den Rüssel an mehreren Blüten nacheinander in den Röhreneingang stecken, aber dann, nach mehreren vergeblichen Versuchen, den Honig auf normalem Wege zu erlangen, die Röhre von außen anbohren. Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie nebst vielen ähnlichen, von mir berichteten, beweist, dass die Insekten nicht durch Instinkt zu bestimmten, ihnen angepassten Pflanzen geleitet werden, sondern dass sie probieren, wo sie ankommen können und den Honig nehmen, wo und wie sie ihn erlangen können.“

Wir sahen vorhin, dass W. Wagner das Anbeißen noch nicht geöffneter Blüten zum Ausgangspunkt besonderer, nicht sehr befriedigender Spekulationen nimmt, wobei uns Wagner aber den

---

6) Soll wohl heißen: Arbeiter = ☿, da die ♀♀ einen Rüssel von ca. 9—11 mm haben. v. B.

7) Von mir gespeert. v. B.

Beweis schuldig bleibt, dass in solchen Blüten überhaupt noch kein Nektar vorhanden ist. Das Wesentliche verläuft also im Unbewiesenen. Herm. Müller sagt zu dieser Frage folgendes:

„Öfters sah ich *B. terrestris* L. auch an noch nicht geöffneten Blüten von *Aquilegia* die Sporen anbeißen und somit dem Honigraube allen normalen Besuchern zuvorkommen!“

Auf einige spezielle Beobachtungen Herm. Müller's gehe ich noch weiterhin ein.

August Schulz' Beobachtungen über Dysteleologen. August Schulz (10) nennt (nach Knuth) 165 Pflanzenarten, welche er im Tieflande und in den Alpen mit erbrochenen Blüten beobachtet hat.

Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die von Schulz beobachteten Einbrecher:

Name	Rüssellänge der Arbeiter	Rüssellänge der Weibchen	Ungefährer Anteil an den Blüteneinbrüchen in % der Gesamteinbrüche	Anzahl der Arten mit erbrochenen Blüten
Bombus mastrucatus Gerst. .	9–11 mm	10—13 mm	50 %	51
„ *terrestris* L. . . .	8–9¾ „	9—11½ „	35 „	125
„ *lapidarius* L. . . .	9½–12 „	12—14 „		40
„ *pratorum* L. . . .	8½–12 „	12—14½ „		24
„ *Rajellus* K. *(Bomb. derhamellus)* . . .	11—13 „	13—14 „		19
Apis mellifica L.	5½–6½ „	—		11
Bombus alticola Kriechb. . .	9—11½ „	10—13 „	15„	11
„ *soroënsis* F. var. *proteus* Gerst.	10—13 „	13—14 „		9
„ *lapponicus* F. . . .	9—12 „	12—13 „		7
„ *mesomelas* Gerst. . .	12—14 „	15—18 „		1

„Abgesehen von *Bombus mastrucatus* sinkt also die Neigung zu Einbrüchen mit der Zunahme der Rüssellänge, was sich ja aus der besseren Möglichkeit, den Honig aus tieferen Blüten auf normalem Wege zu erlangen erklärt. Von den 76 verschiedenartigen Besuchen von *B. mastrucatus*, welche Herm. Müller in den Alpen beobachtete, waren 34 verschiedenartige Honigdiebstähle mit Einbruch“ (Knuth).

Die „Heterotrophie“ v. Dalla-Torres. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle eine kurze, etwas vom Thema abliegende Einfuge zu machen. Wie aus vorstehenden Tabellen hervorgeht, ist durch die verschiedene Rüssellänge bei Weibchen und Arbeitern (und auch Männchen) die Blumentätigkeit eine andere. Am ausgeprägtesten ist dies, wie Knuth erwähnt, bei *Bombus opulentus* Gerst. (*B. Gerstäckeri* Mor.). Das Weibchen hat einen 18—21 mm langen Rüssel und vermag daher den sehr tiefliegenden Nektar des gelblichen Eisenhutes (*Aconitum Lycoctonum*) bequem zu gewinnen. Da

die Arbeiter nur einen Rüssel von 11—12 mm Länge besitzen, blieb ihnen — nach v. Dalla-Torre — „kein anderer Ausweg übrig, als auf kürzer gestielte Honigblumen zu fliegen und da *Aconitum Napellus*“ (der blaue Eisenhut) „im Honigsafte mit *A. Lycoctonum* wohl unter allen Pflanzen am meisten übereinstimmen dürfte, andererseits beide Arten an Augenfälligkeit wetteifern und an Ort und Stelle in herrlichsten komplementären Blütenrispen prangen, so ist die Teilung des Tisches zwischen Weibchen und Arbeitern nicht schwer zu erklären.“ Dalla-Torre nennt diese verschiedene Blumentätigkeit „Heterotrophie“ (13) und meint, dass die Weibchen „ausschließlich“ *A. Lycoctonum* und die Männchen und Arbeiter „ausschließlich“ die blauen *Aconitum*-Arten, besonders *A. Napellus*, besuchen.

Die Annahme dier Ausschließlichkeit dieser Heterotrophie beruht zweifellos auf guter Beobachtung der zuverlässigen Forscher v. Dalla-Torre und Frey-Gessner etc., sie ist aber, wie Knuth selbst im zweiten Bande berichtigend hinzufügt, nicht in jenen Gegenden vorhanden, wo nur *A. Napellus* vorkommt. Ich darf zu dieser Frage vielleicht zu dem von Knuth Erwähnten folgendes hinzufügen:

Ich fing:

B. opulentus Gerst. ♀ u. ♂ auf *A. Napellus* L., Schwarenbach-Gemmi 6. 9. 04.

„ „ „ ☿☿ (9 Stück) auf *A. Lycoctonum* L., Val Trupchum-Scanfs 25. 8. 06.

H. Friese[8]) fing:

B. opulentus Gerst. ♀ u. ☿☿ auf *A. Napellus*, Bad Ratzes-Schlern 2. 8. 1894.

A. Weis[8]) fing:

B. opulentus Gerst. ♂ auf *A. Lycoctonum*, Savognie-Iulierstraße 1. 8. 05.

Auffällig ist die Beobachtung Gerstäcker's (8. II, 1, p. 52), dass *Bombus hortorum* L. die Blüten von *A. Napellus* L. „gleich anderen Hummelarten häufig am Grunde aufbeisst“. Ich kann hier einen Zweifel an dieser Beobachtung, die von keinem Forscher bis jetzt bestätigt wurde, nicht unterdrücken.

Es mag an dieser Stelle auch erwähnt werden, dass Darwin (5, p. 410) die unrichtige Ansicht hatte, *Aconitum Napellus* L. würde von den Hummeln nicht angebissen, wegen der in den Blumenblättern vorhandenen, den Hummeln wahrscheinlich „widerwärtigen“ „scharfen Substanz“.

Die Seitenhänge und der Talboden der Albulastraße (Engadin) sind, soviel ich zu konstatieren vermochte, frei von *A. Lycoctonum* L.,

8) i. l. 1908.

während *A. Napellus* L. stark vertreten ist. Ich beobachtete nur *B. mastrucatus* Gerst. durch Einbruch Nektar gewinnend.

Wird die Abwesenheit des Nektars nur durch das Geruchsvermögen festgestellt? Wie vorhin erwähnt, ist W. Wagner der Ansicht, dass die Hummeln die Fähigkeit haben — er spricht hier besonders auch von der Einbrecher-Hummel *B. terrestris* —, nur durch ein „ganz dicht an die Blüte"-Fliegen, ohne weitere Untersuchung der Blüte zu entscheiden, ob sich Nektar darin befindet oder nicht. In seiner Arbeit (1) verweilt er des längeren bei diesem „spezifisch gestalteten" Geruchsvermögen. Da sich meine Beobachtungen nicht mit den Wagner'schen decken, gab ich bereits an anderer Stelle (11) meine Bedenken ausführlich kund. Ich möchte hier noch folgendes dazu anführen.

Dort, wo Tausende von Blüten dichtgedrängt zusammenstehen (Rotkleefeld, Heide etc.), erscheint es an und für sich schon sehr unwahrscheinlich, dass die einzelne Blüte, z. B. von *Trifolium pratense*, zumal das ganze Feld gleichsam im Nektarduft schwimmt, sich in ausgebeutetem Zustande so scharf von der unmittelbar angeschmiegten Nachbarin durch den Geruch resp. Nichtgeruch abhebt, dass eine Hummel oder Biene ohne nähere Untersuchung sofort beim Anfluge spürt, ob Nektar darin ist oder nicht. Doch diese Ansicht ist nicht völlig beweisend, da die Sinne der Tiere die unseren vielfach bei weitem übertreffen. Beweisender dürfte schon erscheinen, dass Hummeln auch nektarlose Blüten durchsuchen, z. B. die Blüten der Kartoffel — *Solanum tuberosum* — (Darwin 5, p. 374). Herm. Müller (7) verzeichnet „sehr zahlreiche Fälle, in welchen Insekten in solchen Blüten nach Honig suchen, die gar keinen Honig enthalten. So finden sich z. B. auf den honiglosen Blüten von *Hypericum perforatum* Schmetterlinge ein, die mit der Spitze ihres ausgestreckten Rüssels an verschiedenen Stellen des Blütengrundes umhertasten, ohne dass es ihnen gelingt, Honig zu gewinnen" (p. 427). Ich beobachtete eine *Bombus terrestris* L. an *Symphytum officinale*, eine eben erst durch Einbruch ausgebeutete Blüte nach kürzester Frist noch einmal durch Hineinstecken des Rüssels untersuchend. Hensen (in 11) sah, „dass eine und dieselbe Biene im Laufe weniger Minuten dreimal auf dieselbe Blüte ging, obgleich bereits aller Honig von ihr daraus entleert war" (p. 605). Ein Gleiches vermag ich aus zahlreichen Beobachtungen zu bestätigen. Herm. Müller (8, III, p. 46) bemerkte ferner eine solitäre Biene, *Anthophora pilipes* F., „nachdem sie an einer Blüte gesaugt hatte und weggeflogen war, unmittelbar darauf zu derselben Blüte zurückkehren". Kurr schnitt an einer großen Anzahl von Blüten mehrerer Spezies die Nektarien ab und fand, dass die größere Zahl derselben Samen

9) Von mir gesperrt. v. B.

gab. Darwin (5, p. 404) meint hierzu: „Insekten dürften aber den Verlust des Nectarium nicht eher wahrnehmen, bis sie ihre Rüssel in die dadurch gemachte Höhlung eingeführt haben“ und an anderer Stelle derselben Schrift sagt er: „Wenn der Nektar in irgendeiner Weise verborgen ist, können die Bienen“ (Hummeln) „ohne ihren Rüssel einzuführen, nicht erkennen[9]), ob er vor kurzem erst von anderen Bienen aufgebraucht worden ist, und dies nötigt sie, viel mehr Blüten zu besuchen als sie sonst tun würden. Sie bemühen sich aber, so wenig Zeit zu verlieren, wie sie können; wenn sie in dieser Weise in Blüten, welche mehrere Nektarien haben, das eine trocken finden, so versuchen sie die anderen gar nicht[9]), sondern gehen, wie ich häufig beobachtet habe, zu einer anderen Blüte“, p. 407). Ferner sah Darwin (5, p. 408), dass im Verlauf von 15 Minuten eine einzige Blüte an der Spitze einer Pflanze von *Oenothera* achtmal von verschiedenen Hummeln besucht wurde und die Blüten einer *Dictamnus fraxinella* innerhalb 10 Minuten von 13 Hummeln, von denen jede in viele Blüten eindrang.

Schon aus vorstehenden Beobachtungen dürfte sich, so glaube ich, schon der Schluss ergeben, dass nicht allein der Geruchssinn die Hummeln und andere hier in Betracht kommende Insekten befähigt, zu entscheiden, ob eine Blüte Nektar enthält oder nicht. Es bedarf hierzu offenbar vielfach noch einer näheren Untersuchung der Blüten.

Im August des Jahres 1907 stellte ich auf der Engstlenalp (Schweiz) bezügliche Beobachtungen an. Der durch frühere Gletschertätigkeit stark unebene Boden jener hochgelegenen Alm ist übersät mit Campanulaceen. Legte man sich in eine der meistens noch mit den Büschen der Alpenrose umstandenen Mulden, so hatte man einen begrenzten und bequemen Überblick über eine gewisse Anzahl von Glockenblumen (*Campanula barbata* L.), zugleich verhinderte man durch die liegende Lage ein etwaiges Abschwenken der Hummeln. Am 18. August stellte ich folgendes fest. Eine Hummel (*Bombus alticola* Kriechb.) kam über die *Rhododendron*-Büsche gestrichen und verschwand in einer Glocke (a) von *Campanula barbata* L., nach wenigen Sekunden wurde eine 40—50 cm davon entfernt stehende Blüte (b) derselben Art aufgesucht, dann eine dritte etwas weiter entfernte (c), darauf mit elegantem Bogen über die Muldenumgrenzung fliegend, entzog sie sich meiner Beobachtung, obgleich noch zahlreiche Glocken zu weiterer Einkehr läuteten. 3 Minuten darauf strich eine *B. alticola* über die Umwallung, besuchte einige Glocken im Inneren und flog darauf an Blüte b, verließ sie jedoch sofort wieder ohne nähere Untersuchung, wandte sich direkt zur Glocke a, die ebenfalls nur schnellstens in nächster Nähe besichtigt wurde, und strich ab. Hätte ich hier meine Beobachtung

abgebrochen, so würden die Vorgänge für Wagner gesprochen haben. Wenige Sekunden darauf kam aber wieder eine *Bombus alticola*, schlüpfte nach dem Besuch einiger anderer, etwas abseits stehender Glocken, die ich mir nicht weiter gemerkt hatte, in Blüte c, nach einigen anderen Besuchen in Glocke b, dann in die am nächsten der Umgrenzung stehende Blüte a und strich dann ab. Kaum 1 Minute später erschien eine zweite Hummel derselben Art, kroch bald in Blüte a, besuchte noch diverse andere und summte davon.

Es scheint mir hieraus ebenfalls zur Genüge hervorzugehen, dass das Geruchsvermögen allein nicht immer, wenn überhaupt, Entscheidung gibt über Besuch oder Nichtbesuch.

Das Sehvermögen der Hummeln beim Mustern von Blüten. Mancherlei scheint dafür zu sprechen, dass das Sehvermögen unter Umständen eine wichtige Rolle spielt und die Entscheidung geben dürfte, ob eine Blüte besucht wird oder nicht. Darwin (5, p. 405) sagt, indem er sich auf eine Beobachtung von Herm. Müller (7, p. 347) stützt: „Dass die Bienen“ (Hummeln) „scharfe Sehkraft und scharfes Unterscheidungsvermögen besitzen, beweist folgende Tatsache, denn die mit der Einsammlung von Pollen aus *Primula elatior* beschäftigten gingen ausnahmslos an den Blüten der langgriffligen Form vorbei, in welcher die Antheren tief unten in der Korolle stehen. Und doch ist der Unterschied im Aussehen zwischen der langgriffligen und kurzgriffligen Form äußerst unbedeutend.“ Müller (7, p. 347) sagt wörtlich: „Bei den pollensammelnden Hummeln habe ich nie gesehen, dass sie an langgrifflige Blüten angeflogen wären; sie scheinen dieselben schon aus einiger Entfernung zu erkennen und, wenn sie eben Pollen sammeln wollen, zu vermeiden.“

An anderer Stelle äußert sich Herm. Müller (9, III, p. 13): „Ihre große Fertigkeit im Erkennen geringfügiger Unterschiede der Blumen beweisen die Honigbienen und Hummeln auch beim Ausbeuten von *Cerinthe minor* L. An besuchten Blüten nämlich, deren Staubgefäßpyramide an ihrer Spitze auseinander gedrückt ist, fliegen sie vorbei, ohne sie zu berühren; andere, wahrscheinlich ebenfalls schon ausgebeutete Blüten berühren sie flüchtig, um sie sogleich wieder zu verlassen.“

Und um noch einmal zu *Melampyrum nemorosum* L. zurückzukehren, so bemerken wir an dieser interessanten Pflanze noch folgendes: „Die Blüten von *M. nemorosum* gehören, wie die von *M. pratense*, zu den farbenwechselnden. Das schöne Goldgelb der Unterlippe und des unteren (vorderen) Teiles der Röhre wandelt sich bei älteren Blüten in ein bräunliches Orangegelbblau, welches den einsichtigen Kreuzungsvermittlern (Hummeln) sofort anzeigt, dass aus diesen Blüten nichts mehr zu holen ist und ihnen so das nutz-

lose Besuchen derselben erspart" (Herm. Müller, 9, III, p. 38). Also Sehvermögen und nicht Geruchsvermögen.

Meine eigenen Beobachtungen über die Sehfähigkeit von Hummeln und Bienen legte ich an anderer Stelle nieder (11, 12, 14 u. s. w.).

Ist *Apis mellifica* L. primärer Dysteleologe oder nicht? Herm. Müller (7) behauptet, dass die Honigbiene ebenfalls die Fähigkeit und den Instinkt besäße, selbsttätig Blüten anzubeißen. Er sagt hierüber: „Die Honigbiene beißt gleichfalls, wie schon Sprengel (16) sah (S. 280), den Sporn (von *Aquilegia vulgaris* L.) „an der Umbiegungsstelle an und stiehlt den Honig; oft benutzt sie dazu auch die von *B. terrestris* L. gebissenen Löcher." An anderer Stelle bemerkt Müller folgendes: „*Apis mellifica* L. ♀ besucht in der Regel den roten Klee (*Trifolium pratense* L.) um des Honigs wegen und gewinnt denselben mit ihrem nur 6 mm langen Rüssel natürlich, wie die beiden vorigen (*Bombus terrestris* L., *B. pratorum* L. ♀), nur durch Einbruch. Jedoch habe ich sehr wiederholt auf einem einzigen Kleestücke Hunderte von Honigbienen mit Einsammeln des Pollens von *T. pratense* beschäftigt gesehen."

Bei *Melampyrum pratense* L. beobachtet derselbe Forscher, dass „*B. terrestris* L. ♀ die Blumenröhre dicht über dem Kelche anbeißt, so dass der eine Oberkiefer rechts, der andere links von der oberen scharfen Kante derselben ein Loch in dieselbe drückt; durch eines der beiden Löcher steckt dann die Hummel ihren Rüssel in den Blütengrund. *B. pratorum* L. ♀♂ verfährt gerade so. *Apis mellifica* L. ♀ desgleichen, sehr häufig."

An *Glechoma hederacea* L. sah Herm. Müller: „*Apis mellifica* L. ♀ an den weiblichen Blüten normal saugend. Nur einmal (3. Mai 1871) sah ich sie auch an mehreren zweigeschlechtigen Blüten den Kopf in den natürlichen Eingang stecken, aber dann die Blumenröhre von außen mit den Kieferladen anbohren."

Und schließlich sei noch eine andere Beobachtung Herm. Müller's angeführt, die ebenfalls darauf hinweist, dass, wir anscheinend die Honigbiene zu den Korollenanbeißern rechnen müssen: „*Apis mellifica* L. ♀ ist mit ihrem nur 6 mm langen Rüssel kaum imstande, den Grund des Glöckchens von *Erica tetralix* L. auf normalem Wege zu erreichen. Sie ist ein sehr häufiger Besucher, beißt aber meist die Glocken etwa in der Mitte ihrer Länge von außen an[10]) und steckt durch das gebissene Loch den Rüssel hinein. Am 15. Oktober 1871 sah ich sie jedoch auch zahlreich und andauernd normal saugen[10]). Ich habe zu untersuchen versäumt, ob diese Spätlinge von Blüten vielleicht ein wenig kleiner sind als die in wärmerer Jahreszeit entwickelten."

---

10) Von mir gesperrt. v. B.

Bei der großen so oft bewährten Beobachtungstreue Herm. Müller's gehe ich sehr zurückhaltend und trotz langjähriger Beobachtung nur sehr zögernd gegen diese Feststellungen vor. Ich kann nämlich *Apis mellifica* L. auf Grund meiner Untersuchungen nicht als selbsttätige Einbrecherin bezeichnen. Wohl benützt sie überall bereits von Hummeln vorgebissene Löcher, ist also auch im weiteren Sinne dysteleologisch tätig, aber es scheint mir, dass ihr der Instinkt fehlt, durch eigene Beißtätigkeit sich Nebeneingänge zu tief liegenden Nektarien herzustellen. Bevor ich einige meiner Beobachtungen erwähne, möchte ich die anderer Untersucher anführen, die vielleicht schon auf die Täuschung hinweisen, der Herm. Müller möglicherweise unterlegen sein dürfte. Zuerst einige von ihm selbst. Herm. Müller sagt (9, III, p. 52): „Nachdem ich früher die Honigbiene der großblumigen Blüten der Gundelrebe selbst anbohren gesehen hatte, fand ich am 17. Mai 1873 ein Exemplar der Honigbiene, welches so lange an immer neue Blüten ging und die Oberseite der Blumenröhre untersuchte, bis sie ein von *Bombus terrestris* gebohrtes oder gebissenes Loch fand, welches sie dann benutzte." Hier taucht schon der Gedanke auf: Wie seltsam, dass dieses Exemplar sich ergebnislos abmüht und nur durch Hilfe anderer zum Ziele gelangt. Das Gleiche ergibt sich bei nachstehender Angabe Müller's jun. (9, III, p. 14): „*Apis mellifica* L. ♀ die Blüten von *Symphytum officinale* sorgfältig an der Basis untersuchend, niemals anbeißend, nur schon vorhandene (von *B. terrestris* gebissene) Löcher benutzend und durch diese saugend" (s. a. 7, p. 269 etc.). Über meine eigenen Beobachtungen an *Symphytum* weiterhin.

Darwin's Angaben dürften meine Ansicht bestätigen. Er sagt: „Soweit ich es gesehen habe, sind es immer Hummeln, welche zuerst die Löcher (in *Erica tetralix*) beißen . . . aber Bienen ziehen später aus den in dieser Weise gemachten Löchern Vorteil. Dr. H. Müller schreibt mir indessen, dass zuweilen auch Bienen Löcher durch die Blüten von *Erica tetralix* beißen."

Diese Angabe von Herm. Müller hat offenbar aber wenig Eindruck auf Darwin gemacht, denn aus seinen hinterlassenen Manuskripten veröffentlichte Romanes (17) folgendes hierher Gehörige.

„Bei Gelegenheit einiger Versuche hatte ich (Darwin) mehrere Reihen der großen Schminkbohne zu beobachten und sah nun täglich unzählige Honigbienen . . . an den Mündungen der Blüten saugen. Eines Morgens sah ich zum ersten Male auch einige Hummeln (die den ganzen Sommer über sehr selten gewesen waren), die Blüten besuchen und bemerkte, wie sie mit ihren Mandibeln Löcher in die untere Seite des Kelches bohrten und so den Nektar saugten: im Laufe des Tages war jede Blüte auf diese Weise durch-

stochen und den Hummeln dadurch bei ihren wiederholten Besuchen viel Mühe erspart. Am darauffolgenden Tag sah ich alle Honigbienen ohne Ausnahme an den von Hummeln gemachten Löchern saugen. Wie fanden nun die Honigbienen heraus, dass alle Blüten angebohrt waren und auf welche Weise erlangten sie so rasch die Übung im Gebrauch der Löcher? Obwohl ich mich viel mit diesem Gegenstand beschäftigte, so sah oder hörte ich doch niemals davon, dass Honigbienen Löcher bohrten . . .[10])."

Darwin sieht hierin (s. a. p. 333 ebenda) die Macht intelligenter Nachahmung, „insofern die Honigbienen bemerkten (? v. B.), dass die Hummeln Zeit ersparten, indem sie an den Löchern saugten, statt in die Blüten hineinzugehen."

Knuth (8), der die Summe so vieler Beobachtungen zieht, drückt sich, wie mir scheint, nicht ganz klar über den Gegenstand aus. Er sagt (I, p. 194), nachdem die Rüssellänge der Honigbiene besprochen, „denn eine stärkere Verlängerung der Zunge würde zwar der Honigbiene eine Anzahl von Hummelblüten zugänglich machen, deren Honig sie gegenwärtig höchstens durch Einbruch auszunutzen vermag" . . . Es bleibt hier unklar, ob ein selbsttätiger Einbruch gemeint ist oder nur Ausnutzung bereits von Hummeln gemachter Löcher, zumal es etwas weiter unten heisst: „Die Honigbiene benutzt häufig die von der genannten oder von anderen Hummeln gebissenen Löcher zum Honigstehlen." Auch bei den zahlreichen Angaben in den verschiedenen Bänden seines Werkes finde ich keinen von ihm selbst beobachteten tatsächlichen Einbruch erwähnt. Bei *Trifolium pratense* L. heisst es zwar direkt: „Endlich wird dem roten Klee der Honig noch gewaltsam geraubt, indem besonders die Erdhummel und die Honigbiene die Blüten von außen anbeißen und durch das Loch den Rüssel bis zum Honig vorstrecken. Unter den Besucherangaben, die auch die Knuth'schen Beobachtungen enthalten, heisst es aber: „*Apis mellifica* L. ♀ durch die von der Erdhummel gebissenen[10]) Löcher Honig stehlend". Und dort, wo Angaben über primäre Einbruchstätigkeit gemacht werden, sind es immer nur Bezugnahmen auf Herm. Müller's Angaben, z. B. bei *Glechoma hederacea* L. u. s. w. Sehr zahlreich sind dagegen die Hinweise auf die sekundäre Ausnutzung durch Hummeln gemachter Löcher, z. B. bei *Aquilegia vulgaris*, *Dielytra spectabilis*, *Lamium album*, *Galeobdolon luteum* etc.

Da ich, wie gesagt, trotz vieljähriger Beobachtung — gleichwie Darwin — niemals *Apis mellifica* primär einbrechend beobachtete, blieb ein vielleicht unberechtigter Zweifel an den Beobachtungen Herm. Müller's stets in mir zurück.

Eine Angabe Reh's (18) regte mich zu erneuter Beobachtung an. Reh erwähnt folgendes: „Im Frühjahr, Ende Mai und Juni,

beobachtet man an den Blüten der Pferdebohne (*Vicia faba*) mehr oder minder zahlreich, meist aber massenhaft, dass an ihrer Umbiegungsstelle ein 2—3 mm Durchmesser haltendes Loch Kelch und Blumenröhre durchbohrt; vorwiegend sind die untersten, also die zuerst aufgehenden Blüten derart angelocht. Ich habe seither nicht beobachten können, welches Insekt diese Löcher machte. Indes ist die Erscheinung so typisch, dass man wohl aus ihr auf den Missetäter schließen darf." Reh erwähnt nun Darwin's allgemeine Angaben (5) über das Anbohren der Korollen, ohne die von Herm. Müller über *Vicia faba* (7) und die von Knuth (8) über dieselbe Pflanze gemachten Angaben heranzuziehen, die beide bemerken, dass *Apis mellifica* nur sekundär durch die von *Bombus terrestris* L. gemachten Löcher bei *Vicia faba* den Nektar gewinnt. Nach Reh soll Darwin aber anscheinend beim Durchbohren von Korollen „die Hummeln mindestens für die Hauptmissetäter" halten und es soll „ungewiss" bleiben, ob Darwin nicht auch die Honigbiene als primären Einbrecher ansieht. Ich glaube, dass hier eine irrtümliche Auffassung vorwaltet. Es scheint mir, nach den vorhin erwähnten Angaben Darwin's, ganz klar zu sein, dass dieser Forscher die Honigbiene nicht als Missetäter betrachtet. Vielleicht ist der ganze Irrtum dadurch entstanden, dass Darwin die Hummeln auch als bees bezeichnet.

Reh fährt dann fort: „In den von mir in den Vierlanden beobachteten Fällen glaube ich aber die Honigbienen beschuldigen zu müssen. Hummeln sind in den Vierlanden nicht gerade häufig; mindestens steht ihre Anzahl in gar keinem Verhältnisse zu der der angelochten Blüten. Dagegen bringen zur Zeit der Obstbaumblüte viele Bienenzüchter der Lüneburger Heide ihre Stöcke nach den Vierlanden, so dass also an Bienen Überfluss herrscht."

Wenn Reh dann hinzufügt: „Darwin hebt hervor, dass durch diese Durchbohrung der Blütenröhre der Zweck des Bienenbesuchs, die Befruchtung, vermieden wird. Ob tatsächlich die angelochten Blüten keine Schoten entwickeln, habe ich noch nicht feststellen können", so wird hier, wenigstens in bezug auf *Vicia faba*, wohl übersehen, dass die Honigbienen auch Pollen auf dieser Pflanze sammeln, der naturgemäß auf die normale Weise gewonnen wird. Durch diese Tätigkeit wird eine Befruchtung vollkommen gewährleistet.

Tatsache ist allerdings, dass die Anzahl der durchlochten Blüten in auffälligem Gegensatz steht zu der Menge der Hummeln und dass hierdurch jene Zweifel eine anscheinend berechtigte Grundlage erhalten.

Ich habe in den letzten 5—6 Jahren nun aber verschiedentlich Gelegenheit gehabt, auf den mächtigen Bohnenfeldern unserer

Marschen, die auch hier oft sehr spärlichen Hummeln bei ihrer Tätigkeit erneut zu beobachten. Die erstaunliche Schnelligkeit des Arbeitens der *Bombus terrestris*-Arbeiter, das blitzschnelle Durchstoßen der Blüten, ferner die sich mit früheren Beobachtungen deckenden Feststellungen, dass *Apis mellifica* nur sekundär als Einbrecher in Frage kommt, haben mir, wenigstens bei *Vicia faba*, allen Zweifel über die Missetäter genommen. Die *Apis mellifica* kommt nach meiner Überzeugung nur als sekundärer Einbrecher in Betracht.

Auch meine Beobachtungen an *Erica tetralix* (Glockenheide) leiten mich zu diesem Schlusse. Finden sich von den Hummeln angebissene Blüten, so benutzt die *Apis mellifica* meist nur diese Einbruchslöcher, obwohl sie sehr wohl imstande ist, den Nektar auf dem normalen Wege zu gewinnen. Findet sie eine unversehrte Blüte (das Mustern geschieht auf 2—3 mm Entfernung), so bleibt sie infolge ihres Stetigkeitssinnes trotzdem bei der einmal befolgten Gewohnheit, und so macht sie, namentlich wenn beim Beginn der Tracht erst wenige Blüten angebissen sind, viele nutzlose Flüge. Ich stellte dieses Beharrungsvermögen am 23. Juni auf den hiesigen Heiden (Osenberge) fest. Am folgenden Tage sah ich zwei Bienen sowohl normal saugend als auch durchbissene Blüten benutzend! Das sind aber Ausnahmen.

Eine Quelle des Irrtums liegt vielleicht auch darin, dass es manchmal kaum möglich ist, zu entscheiden, ob eine soeben erst von einer Hummel angebissene Korolle wirklich angebissen ist oder nicht. Die beiden Bisslappen, wenn ich mich so ausdrücken darf, schlagen oftmals so exakt in die ursprüngliche Lage zurück, dass die Korolle unverletzt aussieht, denn nicht immer werden regelrechte Löcher gemacht. Hat man die Blüte daher nicht vor dem Anfliegen einer *Apis mellifica* auf das Eingehendste untersucht, sieht es auf das Täuschendste aus, als ob erst die *Mellifica* den Biss vollführt hätte.

Steht der Rotklee, *Trifolium pratense*, in erster Blüte, so bleibt er trotz reicher Nektarschätze von der Biene unbeflogen. Hätte die Biene den Instinkt, den Nektar durch Einbruch zu gewinnen, so würde sie es hier sicher tun. Erst wenn die Hummeln die Blüten angenagt haben, sieht man einige Bienen im Felde. Da in manchen Gegenden die Hummeln sehr spärlich sind, gehen diese sehr ergiebigen Nektarquellen oft vollkommen für die Bienenzucht verloren. Erst vor dem zweiten Schnitt, also bei der zweiten Blüte, pflegen die Blütenröhren kürzer zu sein und kann dann oftmals eine Gewinnung eintreten.

Weitere Beobachtungen erscheinen daher sehr notwendig, damit diese Frage endgültig geklärt werde.

Literatur.

1. **Wagner, Wladimir.** Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln ... Zoologica, Heft 46, III u. 239 S. Großquart. 1 Taf. u. 136 Textfig. Stuttgart 1907.
2. **Schmiedeknecht, Otto.** Monographie der in Thüringen vorkommenden Arten der Hymenopteren-Gattung *Bombus*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 12. Neue Folge, 5. Bd., 3. Heft, 1878, p. 303—430, 2 Taf.
3. **Hoffer, Eduard.** Die Hummeln Steiermarks. I: 1882 m. 3 Taf., p. 1—92, II: 1883 m. 3 Taf., p. 1—98. Graz.
4. **Dalla-Torre, v. u. H. Friese.** Synonymischer Katalog der europäischen Sammelbienen. Entom. Nachr. Jahrg. 21 (1895), Nr. 5, p. 69—80, Berlin 1895.
5. **Darwin, Charles.** Die Wirkungen der Kreuz- und Sebstbefruchtung im Pflanzenreich. Übers. v. J. Victor Carus. Stuttgart 1877.
6. **Pérez, J.** Les Abeilles. Bibl. des Merveilles. Paris 1889.
7. **Müller, Herm.** Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider. Ein Beitrag zur Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Mit 152 Abb. Leipzig 1873.
8. **Knuth, Paul.** Handbuch der Blütenbiologie unter Zugrundelegung von Hermann Müller's Werk: „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten." 3 Bde. Leipzig 1898—1905. Enthält umfassende Literaturangabe.
9. **Müller, Herm.** Weitere Beobachtungen über die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Verh. d. naturh. V. f. preuß. Rheinl. u. Westf. I: 1878. II: 1879. III: 1882.
10. **Schulz, August.** Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Bibl. Bot., Heft 10 u. 17. I: 1888. II: 1890 (nach Knuth).
11. **Buttel-Reepen, v.** Zur Psychobiologie der Hummeln I. Biolog. Centralbl. Bd. 27, Nr. 18 u. 19, 1907.
12. — Sind die Bienen Reflexmaschinen? 82 S. Leipzig 1900.
13. — Die moderne Tierpsychologie. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biologie. 6. Jahrg. 1909. Leipzig.
14. — Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponinen u. s. w.). 20 Abb. 2 Tab. 138 S. Leipzig 1903.
15. **Dalla-Torre, Karl v.** Heterotrophie. Ein Beitrag zur Insektenbiologie. Kosmos, 1886. Bd. 1, Heft 1, p. 12—10 (nach Knuth).
16. **Sprengel, Christ., Conr.** Das entdeckte Geheimnis der Natur im Baue und der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.
17. **Romanes, G. John.** Die geistige Entwicklung im Tierreich. Nebst einer nachgelassenen Arbeit. Über den Instinkt von Charles Darwin. Leipzig 1885.
18. **Reh, L.** Phytopathologische Beobachtungen, mit besonderer Berücksichtigung der Vierlande bei Hamburg. Mit Beiträgen zur Hamburger Fauna. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anstalten XIX. 1901. Kom. Verlag Lucas Gräfe u. Sillem. Hamburg 1902, p. 113—223. Mit 1 Karte.
19. **Kirchner, O. v.** Blumen und Insekten. Ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. 2 Taf., 159 Textfig. Leipzig. 436 S.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. November 1914. № 11.

Inhalt: **Armbruster**, Probleme des Hummelstaates. — **Hirschler**, Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen. — **Dickel**, Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. — **Hinneberg**, Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwickelung und ihre Ziele.

Probleme des Hummelstaates.

Von Ludwig Armbruster, Freiburg i./Br.

Mit einer Textabbildung und einer Tafel.

Inhalt.

1. Nestbauinstinkte, Anfänge unseres frühesten Hummelstaates.
2. Geschlechtsverhältnis, Geschlechtsverteilung, Geschlechtsbestimmung.
3. Ein neuer Typ des Hummelstaates?
4. Die Spezialisierung der Bauelemente
5. Zum Baumaterial.
6. Farbenvarietäten im selben Hummelnest.
7. Zum Orientierungssinn der Hummeln.

Erklärung der Figuren.

Die Honigbienen, dieses Paradigma der Biologie, geben trotz aller „Apistik“ uns noch manche Rätsel auf. So wichtige Aufschlüsse wir für eine richtige Bewertung der Bienenbiologie aus einem eingehenderen Studium der Hummeln erwarten dürfen, so lückenhaft ist — freilich relativ gesprochen — andererseits das, was wir genaueres von deren Leben und Treiben wissen.

Wenn ein früherer Beobachter meinte, es gäbe keine interessantere Tierchen als Hummeln, so sind einige zum Teil treffliche Arbeiten der letzten Zeit beinahe angetan, uns dies glaubhaft zu machen.

Es sei gestattet, im folgenden zur näheren Kenntnis einer offenbar besonders merkwürdigen Hummelart etwas beizutragen

und dabei auf einige Probleme von allgemeinerer biologischen Bedeutung hinzuweisen.

1. Nestbauinstinkte, Anfänge unseres frühesten Hummelstaates.

Ein Nest der Wiesenhummel, *Bombus pratorum* L., um die es sich zunächst handelt, fand ich am 14. Mai 1914 am Ostabhang des kalkreichen, sommerlichen Schönberges bei Freiburg in einer Höhe von annähernd 500 m. Es war im windgeschützten Winkel eines Waldsaumes, wo zeitig im Frühjahr (s. u.) in einem alten Mausloch die *Bombus pratorum*-Königin ihren Staat begründet hatte. Der kurze Abhang war von Gras nicht besonders stark überwachsen und durch das überhängende Unterholz einigermaßen auch vom Regen geschützt.

Dem Tage, an dem ich das Nest aushob, ging eine mehr als 14tägige Periode unfreundlich kalten, regnerischen Wetters voraus, am Tage selbst regnete es bereits mehrere Stunden. Wohl kam ab und zu eine der Insassen zum Vorschein, aber ich hatte begründete Aussicht, annähernd die ganze Hummelfamilie im Nest anzutreffen.

Der Nestbau sei etwas ausführlicher beschrieben, schon für das bessere Verständnis des folgenden, dann auch deswegen, weil über den Bau der Wiesenhummel nur spärliche Mitteilungen vorliegen: In der langen Reihe der Beobachtungsjahre fand der verdiente Hummelforscher Hoffer kein einziges Nest der Wiesenhummel. Schmiedeknecht gab (*Apidae Europae*, 1883) als Nistplatz Gestrüpp und Moos an, Hoffer[1]) vermutete unterirdische Nistweise. Er konnte seine Vermutung im Nachtrag seiner Arbeit noch bestätigen. Sein Sohn fand ein Nest in einem Mausloch mehrere Dezimeter tief. Nach Friese und Wagner[2]), 1910, werden die Nester „meist oberirdisch“ angelegt, einmal z. B. in einem Eichhörnchennest, ein andermal in einem hohlen Baum. Ich selbst konnte ein Nest der „Wiesen“hummel beobachten, das auf dem Boden eines Holzschuppens hier in Freiburg angelegt war. Der Flugkanal führte am Boden unter einen vierfachen Holzstoß hindurch. (Leider erwies sich eine nähere Untersuchung als unmöglich.) In all dem brauchen wir nicht etwa Widersprüche finden. Schon bei einzelnen höheren solitären Bienen müssen wir hinsichtlich der Nistgelegenheit, weniger hinsichtlich des Baumaterials, eine große Anpassungsfähigkeit der Bauinstinkte bewundern, die nach außen den Eindruck raffinierter, ja launenhafter Findigkeit machen. Der Unterschied zwischen „oberirdischem“ und „unterirdischem“ Nest ist in der Tat für die Instinkte der Hummel nicht gar groß.

1) Hoffer. Die Hummeln Steiermarks, 2 Hälften, Graz 1882/3.

2) Friese und Wagner. Zoolog. Studien an Hummeln. In: Zool. Jahrb. Syst. V. 29.

Für die „Schutzhülle“ (s. u.) des oberirdischen Nestes nimmt die Hummel das Material, das gerade die nächste Umgebung vorbietet. Ist die Hummel aber in einen unterirdischen (freilich oft beträchtlich tiefgelegenen) Hohlraum geraten, der ihr ebenfalls günstiges Nestmaterial bietet (z. B. verlassene Nagerhöhlen), so beginnt sie hier den Nestbau. Sie und ihre Familie haben in diesem Falle sogar wenig Mühe aufzuwenden, um ein lichtsicheres Nestgelass herzustellen. Die Hummeln haben nämlich, wie alle typischen Vertreter der höheren Bienen (sozialen und solitären), die Grabarbeit beim Nestbau aufgegeben. (Anders beim Aufsuchen der Winterquartiere.) Eine Angabe Hoffer's, II, p. 91, dass die Nester „der unterirdisch bauenden“ Hummeln „nur in einer solchen Höhle hergestellt wird, in der sich schon Material dafür befindet“, wird nämlich durch meinen Fund bestätigt. Denn in der Nesthöhle fand ich unter dem Nestmaterial, das aus alten zerzausten Blättern bestand, auch eine einseitig angebohrte Haselnuss. Das Material war also offenbar nicht von der Hummel beigetragen. Der Verlauf des ca 35 cm langen Ganges war mannigfach gekrümmt.

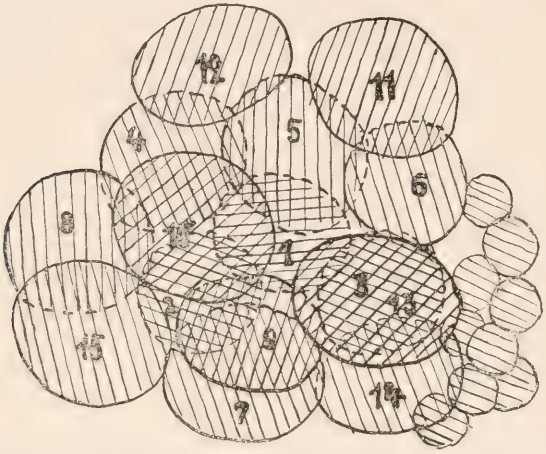
Nach einiger Grabarbeit konnte ich die Abschlusswand des Nesthohlraumes entfernen; im selben Augenblick entstand das typische Brausen des Hummelvolkes. Schleunigst wurde das Volk narkotisiert. Die erwähnte vegetabile Nesthülle war ca. 4 cm dick. Die darin eingebettete „Wabe“ herauszunehmen machte keinerlei Schwierigkeiten, sie war noch ziemlich bedeckt mit halbbetäubten Tieren. Eine Wachsdecke fand sich nicht, während nach Scholz[3]) das Nest der Wiesenhummel eine „schöne Wachsdecke“ aufweist. Auch bei der Nesthülle war kein Wachs — etwa zum Verkleben der Elemente — verwendet. Es fanden sich 24 Individuen vor; einige wenige waren mir entronnen, doch dürfte am 14. Mai die Familie nicht viel über 30 Glieder gezählt haben. Es waren nur wenig mehr als 40 Kokons aufgebrochen. Fast alles waren weibliche Tiere, doch fanden sich schon 3 Männchen. Die Königin war stark abgeflogen, der Thorax ganz von Haaren entblößt, die Flügel etwas zerschlissen, der Hinterleib stark auseinander gereckt, so dass die sonst geschlossene Behaarung desselben in einzelne Haarbinden aufgelöst erschien. Die Flügelenden erreichten gerade noch das 3. Segment (s. auch Fig. 2). Die Gestalt des allesschaffenden Hummelweibchens (der „solitären“ Hummelkönigin) ist also wesentlich anders als der von ihren Abkömmlingen bedienten Hummelkönigin und ihr auffallend verlängerter Hinterleib erinnert sehr an die Majestät im Bienenstock, wenn sie auch nicht wie diese fast ausschließlich nur zur „Eiermaschine“ wird. Unsere Königin hatte schon um diese Zeit, also Mitte Mai, wo andere erst ihre Jahres-

3) Ed. J. R. Scholz. 1913. Bienen und Wespen, Leipzig.

arbeit beginnen, höchstwahrscheinlich den größten Teil ihrer Jahresaufgabe vollendet (s. u.). Auch in dieser Hinsicht also ist unsere Art von Interesse.

Die Gestalt und den Entwickelungszustand der Hummelwabe lassen die beigegebenen Figuren einigermaßen erkennen.

Fig. 5.



Die Ziffern geben das Alter, die Schraffierung die gegenseitige Lage der Wabenstücke an. *1* ist das älteste und zu unterst liegende Wabenstück. Je höher die übrigen liegen, desto mehr dreht sich ihre Schraffierung im Sinne des Uhrzeigers. Rechts die Honigtöpfe.

Wie die Hummel„wabe" (ein Name, der streng genommen unrichtig ist) aufgebaut wurde, das ließ sich noch nachträglich feststellen. Das Ergebnis ist auf beifolgendem Schema, das mich der Beschreibung der Einzelheiten enthebt, wiedergegeben. Bei diesem Nest der Wiesenhummel findet sich also nicht etwa eine etagenförmige Anordnung der Zellen. Eher könnte man von einer spiraligen Anordnung der Kokongruppen, der „Wabenstücke" (W. Wagner[4])) sprechen, die bekanntlich aus einer einzigen „Larvenzelle" (W. Wagner) entstehen.

Das älteste Wabenstück war offenbar das unterste, es bestand aus 8 auffallend kleinen Kokons: nicht zu verwundern, denn es ist das Werk der einzelstehenden Königin, entstanden in einer Zeit, die wenig Futter bot. Während die meisten Kokons eine hellgelbe Farbe zeigten, waren diese ältesten Wabenstücke namentlich *1*, *2* und *3* wesentlich dunkler, mehr rötlichbraun gefärbt. Von den Honigtöpfen des Nestes (s. u.) steht keiner in unmittelbarer Nähe des ersten „königlichen" Wabenstückes. Nach der Ansicht W. Wag-

4) W. Wagner. 1907. Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln ... In: Zoologica, Heft 46.

ner's beginnt die Königin immer mit einer Brutzelle und einer Honigzelle ihre Nestarbeit. Auch A. Westerlund[5]), fand in Finnland bei *Bombus agrorum* Fabr. wie bei *Bombus pratorum* L. im kugelförmigen Mooszimmer (also nicht unterirdisch!) außer „einer 8—9 mm langen, 5 mm dicken, zylindrischen Larvenzelle (Wallzelle)" „ganz für sich und lose, eine andere größere Zelle, die mehr abseits gelegen und mit einer seitwärts gehenden Öffnung versehen war. Diese Zelle (14 mm lang und 11 mm breit) war fingerhutförmig, dünnwandig und aus weichem Wachs hergestellt". Weil kein Proviant darin sich befand, hielt Westerlund diese Zelle weniger für ein „Vorratshaus" als für „eine zimmerförmige Menge früher abgesonderten Wachses". Ein ähnliches für sich selbst stehendes größeres Zimmer fand Westerlund in mehr entwickelten Nestanfängen nicht mehr. Es scheint mir keineswegs zweifelhaft, dass die größeren Zellen Vorratstöpfe sind und dass also hier ein Teil der Angaben W. Wagner's ihre Stütze finden. Bedenken Westerlund's sind kaum berechtigt, denn tatsächlich bleiben die Vorratstöpfe der Hummeln nur ganz kurze Zeit gefüllt. Die Hummeln leben mehr von der Hand in den Mund. Bei meinem *pratorum*-Nest füllte ich z. B. am Abend zwei Drittel der Honigtöpfe mit Zuckerwasser, am nächsten Morgen war alles leer, dabei hatten sie an flüssiger Nahrung nie Mangel gehabt.

Von *Bombus derhamellus* K. erhielt ich durch Kollegen R. Lais eine Königin mit den ersten Anfängen ihres Nestbaues. Es war eine Larvenzelle mit fünf noch nicht halberwachsenen Larven, ein Honigtopf oder eine Honigzelle war nicht vorhanden. Das Larvenfutter war auch keineswegs flüssig, sondern füllte kompakt den oberen Hohlraum, die Hälfte der Zelle aus, so dass der Übergang von der Futterpaste zur „Wachs"wand eigentlich gar nicht festzustellen war. Das „Wachs" dieses sicherlich „königlichen" Bauproduktes unterschied sich nicht z. B. vom „Wachs" des fortgeschrittenen Nestes von *Bombus pratorum*, während nach W. Wagner, p. 173, das Wachs der Arbeiterinnen „weder nach Farbe noch nach Qualität, demjenigen gleich ist, das wir an den Bauten des Weibchens sehen" (s. u.).

Die Insassen der Zellgruppe *1* müssen äußerst zierliche fliegenartige Hummeln gewesen sein, natürlich Arbeiterinnen. Nur ein solcher Zwerg fiel mir auf, als ich das Nest ausnahm, möglicherweise stammte er noch aus jener Zellgruppe. Die übrigen Arbeiterinnen, 25—30 an Zahl, entschlüpften also aus den Wabenstücken *2*, *3*, *4* und *5*, denn diese enthielten am 15. Mai gegen 30 aufgebrochene Kokons.

5) A. Westerlund. 1898. Wie *Bombus* seinen Nestbau beginnt. In: Ill. Zeitschr. Entom. V, 3, Neudamm.

In der zweiten wärme- und blütenreichen Hälfte des Monats April musste diese Schar von Hilfskräften der Königin die Arbeiten am Nest außerordentlich gefördert haben; alle übrigen Wabenstücke Nr. *6—15* sind nur wenig im Alter verschieden: Am 26. Mai, also 14—16 Tage nach Erscheinen der 3 ersten Männchen, die schwerlich den Wabenstücken *2—5* entstammen, nach einem Zeitraum mit sehr extremen Temperaturen, enthielt:

das Wabenstück *15* noch 6 unaufgebrochene Kokons
" " *14* " 3 " "
" " *13* " 1 " "
" " *12* " 2 " "
" " *11* " 2 " "
" " *10* " 0 " "
" " *9* " 1? " "
" " *8* " 1 " " .

Sonstige auch noch geschlossenen Kokons ließ ich unberücksichtigt, weil sie gequetscht waren (s. Fig. 2) und der lebende Inhalt sich gar nicht oder nicht normal entwickeln konnte. Ein ♂ erschien z. B. ohne (aufgetriebene) Flügel und ging bald ein.

Als Anhaltspunkt für die Dauer der Entwickelungszeit der frühesten Hummelart sei noch festgestellt, dass z. B. die Insassen von Zellgruppe 7 am 15. Mai im Stadium der schon eingesponnenen aber noch unverpuppten Larve sich befanden. Jene Zellgruppe litt etwas beim Transport (s. Fig. 2) und ihre Larven gingen ein, weil sie in diesem empfindlichen Stadium mit seiner weitgehenden Histolyse sich befanden. Es geht daraus auch hervor, dass ein großer Teil der Kokons eben erst gesponnen war und dass das Wachs schon früh von den Kokon-„Morulae" abgetragen wird, denn keine einzige war mehr mit einer zusammenhängenden Wachsschicht bedeckt.

Seit 26. Mai schlüpfte kein Individuum mehr aus, seit dem 25. Mai blieb kein Weibchen mehr dauernd im Nest. Wohl aber suchte noch am 5. Juni eine Arbeiterin vergeblich nach demselben (s. u.) und am 7. fand sich eine wieder im Neste ein. Die Hummelfamilie nahm nämlich — ein Umstand, der für andere Beobachtungen sehr förderlich war —, ein vorzeitiges Ende.

Die nasskalte erste Hälfte des Monats Mai machte den Tierchen das Pollensammeln und damit die Bautätigkeit und Brutpflege unmöglich; es trat ein ziemlich plötzlicher Stillstand in der Vermehrung ein. Bei Stelle *a* der Fig. 1 ist eine der merkwürdigen Eizellen abgebildet, sie enthielt tote, kümmerliche Brut, die sich nicht entwickelte. Fast alle übrigen Wachsflecken, z. B. die Stellen *b*, *c*, *d* der Fig. 1 waren mehr spärliche Wachsvorräte, an denen die Arbeiterinnen in einer Weise, die planlos erschien, ihre Bauinstinkte betätigten: Bald wurden sie zu einer Wallzelle umgeformt und

diese bald von der einen Seite angebrochen. Eier wurden während der ganzen Beobachtungszeit und sicher auch eine geraume Zeit zuvor, keine gelegt.

Die Tätigkeit der Königin und des einen (wahrscheinlich jüngeren, s. u. S. 704) Teils der Arbeiterinnen bestand darin, entweder unstät über die Zellhaufen zu kriechen und dabei manchmal sich an den Honigtöpfen vollzusaugen — die Königinnen lassen sich nicht ätzen — oder mit weit gespreizten Extremitäten und eingekrümmtem Hinterleib sich an unaufgebrochene Kokons anzuschmiegen (das „Bebrüten" der früheren Autoren). Pollen konnte während des ersten Teils der Beobachtungszeit wegen anhaltender Nässe und Kälte keiner gesammelt werden. Der Nahrungsmangel mag sehr empfindlich gewesen sein, denn während eines tagelangen Regens flogen von morgens bis abends ständig gewisse Arbeiterinnen aus und schon nach etwa 5 Minuten wieder ein, um dann in typischer Hummelart geschäftig aber umständlich einen Honigtopf aufzusuchen und dort ihren Honigmagen durch öfteres, tubusartiges Verkürzen des Abdomens auszupressen. Als vorübergehend das Wetter sehr schön wurde, stürzte sich die Mehrzahl der Weibchen ins Freie, um sich großenteils nicht mehr im Neste sehen zu lassen. Die zahlreichen Vögel der nächsten Umgebung (Schwalben) mögen ihnen sehr zugesetzt haben. Auch die wenigen, welche regelrecht Vorräte eintrugen, kehrten nur in sehr langen Zwischenräumen wieder. Einmal war der Beobachtungskasten zu stark den Sonnenstrahlen ausgesetzt, das Wachs wurde glänzend und die Honigtöpfe deformierten sich, die Insassen, jetzt zumeist schon Männchen, verließen die „Wabe", und die Königin kroch durchs Flugloch aus dem Nest. Offenbar konnte sie, wie ja zu erwarten war, nicht fliegen. Sie fand sich denn auch bald darauf tot im Vorgarten ca. 3 m vom Kästchen entfernt. Sie muss kurz vorher eingegangen sein.

2. Geschlechtsverhältnis, Geschlechtsverteilung, Geschlechtsbestimmung.

Das ganze Nest enthielt ca. 132 Kokons. Es ging also schon dem Höhepunkt der Entwickelung zu. Nach Scholz, 1913, „beträgt die Zellenzahl manchmal über 200". Eine genaue Zählung und noch weniger eine genaue Abgrenzung der einzelnen Wabenstücke[6]) war nicht möglich, man hätte denn das Nest zerstören müssen. Von diesen enthielten nicht mehr als 40 weibliche Individuen, ungefähr doppelt so viele beherbergten männliche! Diese übergroße Zahl der Männchen, so früh und so kontinuierlich erzeugt, scheint mir überaus merkwürdig und ungewöhnlich für Insektenstaaten. Für *Bombus pratorum* L. ist sie aber offenbar charakte-

6) Wahrscheinlich besteht Nr. *13* der Fig. 5 S. 688 aus 2 Wabenstücken.

ristisch. Auch Scholz, 1913, findet an dieser Form „auffällig die mitunter hohe Zahl der Männer". Dieser Beobachtung nachzugehen war mit ein Hauptgrund, warum ich gerade das Nest des *Bombus pratorum* ausgrub. Denn vom 15. Mai an schlüpften nur Männchen aus. Im Gegensatze zu den ersten Wabenstücken (*1—5*) enthielten also alle späteren Wabenstücke (*6—15*) Männchen. Offenbar haben auch junge weibliche Individuen sich an der Eiablage neben der Königin beteiligt, und zwar müssen es verhältnismäßig früh ausgeschlüpfte gewesen sein, bei einigen fiel mir auch auf, wie der Hinterleib ähnlich wie bei der Königin (s. o. S. 687), nur nicht in demselben Maße, zerdehnt erschien. Auf alle Fälle waren sie aber unbefruchtet, denn vereinzelte Männchen waren eben erst im Begriff zu erscheinen.

Die gefundene Tatsache, dass die gesamte jüngste Brut, die ja dann auch die Abkömmlinge der jüngeren Eierlegerinnen enthielt, nur aus Männchen bestand, stimmt schön mit Dzierzon's Theorie der arrhenotoken Parthenogenese überein. Nach anderweitigen Angaben, z. B. Hoffer 1, p. 28, soll es vorkommen, dass im selben Wabenstück Männchen und Weibchen ausschlüpfen. Da die Hummeln in einzigartiger Weise in die Eizelle oft ganze Bündel von Eiern ablegen, die einzelnen nur kurz nacheinander (bis 24 in der Stunde), oder gar mehrere auf einmal, könnte es demnach bei der Hummel vorkommen, dass das Geschlecht der Eier in so auffallend rascher Folge sich ändert. Es wäre auch denkbar, dass aus einer „weiblichen" Zellgruppe deswegen Männchen hervorgehen, weil möglicherweise Arbeiterinnen ihre (unbefruchteten) Zellen zu den königlichen legen. Leider sind die bisherigen Beobachtungen auch hier lückenhaft. Es wäre das um so merkwürdiger, als der Grund, der bei der Bienenkönigin den Wechsel des Eigeschlechts veranlasst, die verschiedene Größe der einzelnen Zelle, in der sie gerade ihr Einzelei legt, fortfällt. Denn zur Zeit der Eiablage ist bei der Hummel nicht einmal die gemeinschaftliche Eizelle für die vielen Eier fertig, geschweige denn die späteren Einzelbrutwiegen, die „Zellen", die ja erst am Ende der Larvenzeit gesponnen werden. Wenn gar die begonnene eine Eizelle mehrere königliche Eier verschiedenen Geschlechtes aufnehmen würde, bestünden auf keinen Fall Beziehungen zwischen dem Geschlechte des Eies und der Zellgröße. Jedenfalls sind diese Verhältnisse anders als die bekannten bei der Honigbiene, aber auch anders als bei den stachellosen, und den solitären Bienen (s. Armbruster, 1913b[7]), auch Armbruster, 1913a[8])).

7) Armbruster. 1913b. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. In: Arch. Zellforsch., V. 11.

8) Ders. 1913a. Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung. In: Ber. naturf. Gesellsch., Freiburg, V. 20.

Wenn aber bei den Hummeln die Geschlechtsbestimmung mit der Zellgröße nichts zu tun hat, und wir den Zufall, schon weil es sich um Lebensfragen des Hummelstaates handelt, ausschließen, bleibt nur die Annahme übrig, dass jeweils das Geschlecht der aufeinanderfolgenden Eier durch Instinkte geregelt ist, durch Instinkte, die die Königin antreiben, bald die Eier zu befruchten, bald nicht. Dass die Hummel die nötigen anatomischen Einrichtungen besitzt, um ihre Eier willkürlich zu befruchten oder nicht, hat A. Adam, 1912[9]), gezeigt. Da beim oben beschrieben Nest der Nestzuwachs plötzlich aufhörte, war besonders leicht zu beobachten, wie bei dem Teil der Brut, der offenbar aus normalen Verhältnissen hervorging, zuerst sich eine Reihe Arbeiterinnen entwickelte, auf die dann eine ununterbrochene Reihe Männchen folgte. Diese Verhältnisse erinnern in ganz auffallender Weise an die, wie ich sie auf Grund breiteren Beobachtungsmaterials für Einsiedler- und Kuckucksbienen wie auch für Sphegiden beschreiben konnte. Diese Parallele legt einige Folgerungen für wichtige Fragen nahe. Doch sei hier darauf nicht näher eingegangen. Man darf aber nicht etwa annehmen, die Serie der „weiblichen" Eier wird von der Reihe der „männlichen" Eier deshalb abgelöst, weil der Spermienvorrat erschöpft ist, so wenig wie bei den solitären Bienen (s. Armbruster, 1913), denn zum Schluss legt die Königin sicher nochmal jene weiblichen Eier, aus denen Königinnen hervorgehen. Normalerweise tritt die alte Königin nicht eher vom Schauplatz zurück, als bis die jungen Königinnen erschienen sind.

Auch wenn wir es hier nicht mit einer zweiten weiblichen Kaste zu tun hätten, deren Abgrenzung gegenüber der Kaste der Königinnen einigermaßen schwer ist, und die offenbar auch befruchtet werden kann — nach Hoffer sollen die „großen Arbeiterinnen", von ihm auch „kleine Weibchen" genannt, sowohl ♂ als ♀ und ♀ (!) hervorbringen — sind die Geschlechtsbestimmungsverhältnisse komplizierter als bei der Honigbiene und allen übrigen Genera der Bienenfamilie eben wegen des eigentümlichen Nestbaues. Ebensowenig wie dieser — wie ich demnächst hoffe zeigen zu können — sind die Geschlechtsbestimmung und -verteilung besonders ursprünglich und primitiv. Es muss dies m. E. wohl berücksichtigt werden, wenn man den Hummeln im natürlichen System den richtigen Platz anweisen will. Auch die Geschlechtsbestimmungsfrage verdient in dieser Sache volle Berücksichtigung, denn die Erhaltung der Art ist ja unmittelbar abhängig von der richtigen Geschlechtsverteilung, also von der richtig funktionierenden Geschlechtsbestimmung. Leider sind wir auch über diesen wichtigen Punkt bei den Hummeln nur ganz lückenhaft und spärlich orien-

9) A. Adam. 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. In: Zool. Jahrb., Anat., V. 35.

tiert, und es wären gerade hier manche interessante Nebenfragen zu erledigen. Z. B. wird bei *Apis mellifica* weniger durch die Zellgröße und Futterquantität, als durch die Futterqualität entschieden, ob ein befruchtetes Ei zur Königin wird oder zur Arbeiterin. Wie liegt aber der Fall bei den Hummeln, wenn nach Hoffer aus den Eiern ein und derselben Zelle neben Männchen auch Arbeiterinnen und Königinnen entstehen. Wann, von wem und an wen wird ein Gemisch von Honig und Pollen so wie bei den Solitären, den stachellosen Bienen und bei der erwähnten 1. „königlichen" Hummelzelle gefüttert, und wann so wie bei der Honigbiene, der weiße gelée artige Futtersaft, der nach W. Wagner auch bei Hummeln vorkommt. Gewiss würden solche Untersuchungen Licht werfen auf die noch nicht ganz geklärte Frage der Zwischenkaste der „Hilfsweibchen" oder „großen Arbeiter" und all der vielen Übergänge. Erst dann könnte man die Tragweite der Beobachtungen Hoffer's, p. 14, abschätzen, dass „kleine Weibchen Eier für alle drei Formen", ♀, ♂ und ☿ legen können.

Wenn oben vermutet wurde, die Königin werde durch (eigene) Instinkte direkt veranlasst, bald weibliche, bald männliche Eier zu legen, so könnte man schließen: bei den Honigbienen ist der diesem analoge Instinkt, nämlich der, von bestimmter Zeit ab Drohnenzellen zu bauen und dadurch Drohnenbrut zu veranlassen, auf die Arbeiterinnen übergegangen, die Arbeitsteilung ist hier fortgeschritten, die Hummeln sind also die Vorstufe der Bienen. Es hängt dies jedoch aufs innigste mit der Frage nach der Entstehung der Staatenbildung zusammen, die schwieriger ist, vielleicht auch einmal eine etwas andere Beantwortung findet, als man gemeiniglich anzunehmen scheint. So z. B. ist die naheliegende Annahme, dass die Höhe der Staatenbildung ein Maßstab der Höhe des betreffenden Tieres im natürlichen System nicht nur sicher bei den Insekten überhaupt, sondern auch bei den Hymenopteren ja auch bei der Bienenfamilie unzutreffend. Aber auch für eine klarere Beantwortung dieser Fragen fehlt noch manches Beobachtungsmaterial aus der Hummelbiologie.

3. Ein neuer Typ des Hummelstaates?

Gerade für die Wiesenhummel wäre dies Beobachtungsmaterial um so notwendiger, denn wenn sich eine Vermutung Alfkens[10]), 1913, bestätigen sollte, würde ihr Staat vielleicht der interessanteste und lehrreichste Hummelstaat unserer Breiten sein.

Er schreibt von *Bombus pratorum* L. var. *jonellus* K.: „Auffällig ist die Langlebigkeit dieser Art; man findet im Juni schon

10) Alfken. 1913. Die Bienenfauna in Bremen. In: Abh. naturw. Ver. Bremen, V. 22.

verflogene und im September noch ganz frische Arbeiter. Auf Grund dieser Tatsachen scheint mir die Vermutung gerechtfertigt, dass die jungen Weibchen, die in günstigen Jahren schon Anfang Juni entwickelt sind, noch in demselben Jahre, in dem sie auskommen, ihre Nester anlegen, dass die Art also in einem Jahre zwei Bruten hervorbringt."

Bombus pratorum L. *jonellus* K. wird von Friese und Wagner, 1910, als Varietät geführt, die als „häufige" Form Nordeuropa und den Alpen (!) angehört. Nach Alfken ist sie bei Bremen häufig und weitverbreitet, im Osten die Rasse „*Jonellus* K." viel seltener als im Westen. Ihre Schwesterform *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum* L. erscheint nach demselben Autor gleich früh wie die Rasse *jonellus* K., verschwindet aber bedeutend früher als diese. Letzterer Umstand war wohl auch der Hauptgrund, warum Alfken die Form *jonellus* K. als Rasse der Gesamtheit der übrigen „Varietäten", zusammengefasst als Rasse *pratorum* L., gegenüberstellt.

Obwohl Friese und Wagner Übergangsformen hinsichtlich der Färbung finden, z. B.: Var. *martes* Gerst., nimmt nach ihnen doch die „Varietät" „*jonellus* K." insofern eine Ausnahmestellung ein, als ihr männlicher Genitalapparat mit dem des Typus und dessen übrigen Varianten nicht mehr völlig übereinstimmt." Sie vermuten daher, dass es sich bei Var. *jonellus* K. um eine beginnende Abänderung des morphologischen Speziescharakters handelt, zu dem möglicherweise die Var. *martes* Gerst. hinleitet. Friese fand denn auch beide (Farben?-)Variationen Var. *jonellus* K. und Var. *martes* Gerst. als Abkömmlinge ein und desselben Nestes.

Es ist also u. a. nötig, genauere, womöglich auf direkte Beobachtung am Nest gegründete Daten über die Erscheinungszeiten der verschiedenen Hummelwesen bei *Bombus pratorum* L. zu erhalten. Die, welche ich von der Rasse *pratorum* L. mitzuteilen imstande bin, stellen Rekorde dar hinsichtlich der Frühzeitigkeit. Das *pratorum*-Nest vom Schönberg enthielt am 14. Mai 1913, wie bemerkt, ca. 132 Kokons. Da die Hummelentwickelung vom Ei zum Imago mindestens 1 Monat beansprucht, die vom Ei bis zum Kokon spinnende Larve ca. 1/2 Monate (zumal im zeitigen Frühjahr), da ferner die ersten (besonders kleinen) Arbeiterinnen nicht mehr im Neste waren, so werden die ersten Arbeiterinnen bald nach dem 1. April erschienen sein und die Königin muss Anfang März schon ihren Nestbau begonnen haben. In der Tat sah ich in Freiburg 1912 eine *Bombus pratorum* L. (Rasse *pratorum* L.)-Königin, die blühende Hyazinthen hinter dem Fenster schon Ende Februar aufsuchen. Hingegen fand ich im hohen Schwarzwald, nämlich im oberen Bärental am Feldberg in 1000 m Höhe, eine Königin von *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum* L., mit Höschen an *Vaccinium* sammeln noch am 31. Mai; in der Nähe des Schluchsees (Schwarzwald)

über 900 m am 4. Juni eine sammelnde Arbeiterin. Eine Tabelle mit beobachteten Flugzeiten möge Übersicht und Vergleich erleichtern:

Erscheinungszeiten von *Bombus pratorum* L.

	Alte Königin (Baubeginn)	Arbeiterinnen	Männchen	Junge Königinnen
Afken, Rasse *pratorum* L.	14.III.—2.VII.	17.V.—2.VIII.	24.VI.—16.VIII.	6.VI.—31.VII.
Afken, Rasse *jonellus* K.	22.III.—16.VI.	22.V—11.IX.	31.V.—20.IX.	7.VI.—4.VIII.
Schmiedeknecht			Ende Juni	
Hoffer	5. III; lebt 10—12 Monate	29.IV. „Anfang Mai"	30.V.—Sept.	schon im August zum Winterschlaf
Smith (bei Hoffer)			3. Maiwoche	
Friese und Wagner	Ende März		Ende Mai—Juli	
Armbruster für Schönberg 500 m	(1. März)[11])	(1. April)	14. Mai	(1. Juni)
Freiburg	Ende Februar			11. Juni
Schwarzwald		4. Juni		
Hoher Schwarzwald	31. Mai			

Die erste diesjährige junge Königin von *Bombus pratorum* L. var. *fidus* Harr. beobachtete ich am 11. Juni, sie flog vom Garten in meine Wohnung und machte sich da zu suchen. Haarkleid und Flügel waren tadellos intakt. Der Sammelapparat zeigte keine Spur von Benutzung.

Aus den Daten Alfken's ergibt sich, dass seine Rasse *jonellus* K. tatsächlich später verschwindet als seine Rasse *pratorum* L., zumal er noch angibt, man finde von ersterer im September noch ganz frische „Arbeiter". Aus der Zusammenstellung geht hervor, dass die jungen Weibchen nur wenig später als die Männchen beobachtet wurden, teilweise sogar gleichzeitig, man wird deswegen annehmen müssen, dass in meinem *pratorum*-Nest die Weibchen möglicherweise schon vor dem 1. Juni zur Stelle gewesen wären. Von da bis zum Winter ist noch eine gar lange Zeit. Wenn sich auch die Ansichten über die Tätigkeiten der Weibchen bis zum Auf-

11) Über meine eingeklammerten Daten vgl. den Text oben.

suchen des Winterquartieres noch widersprechen, sicher ist bis zum August, wo sie nach Hoffer (I, p. 8, „besonders früh") die Winterquartiere aufsuchen, noch reichlich Zeit, um zur Brutpflege zu schreiten. Ob dies im alten oder gar in einem neuen Nest geschieht, ist gleichgültig, beides wäre merkwürdig, das letztere freilich weniger wahrscheinlich. Dazu kommt, dass nach Schmiedeknecht (Hoffer gibt die Möglichkeit ebenfalls zu) die allererst ausgekrochenen Weibchen sich beim Sammelgeschäft beteiligen.

Auf der anderen Seite könnten die späten unabgeflogenen Arbeiterinnen ohne Alfken's Annahme von „zwei Bruten in einem Jahre" erklärt werden, dadurch, dass man sie von Arbeiterinnen ableitet und zwar von offenbar befruchteten. Es ließe sich vielleicht die andere Merkwürdigkeit des *Bombus pratorum*-Staates, die auffallend große Zahl der Männchen erklären, aus einer event. nötigen, außergewöhnlich langen Mußezeit der jungen Königinnen (vom Ausschlüpfen bis zum Beziehen des Winterquartieres) und zwar auf folgende Weise:

Damit die junge Königin nicht vorzeitig, verlockt durch günstige Witterung und Tracht etc., zur Eiablage schreitet (und sich dadurch für den Winter und das Folgejahr schwächt), findet die Begattung erst spät, erst kurz vor dem Beziehen des Winterquartieres statt, es müssen aber auch noch spät, also im ganzen recht reichlich Männchen vorhanden sein. Anderseits lässt sich aber wieder einwenden, dass z. B. die Bienenkönigin nach bestimmter Zeit, auch wenn sie unbefruchtet blieb, zur Eiablage schreitet und dass das so frühe Massenauftreten der Männchen, wie es oben beschrieben ist, keineswegs erklärt wird. Um letzteres zu erklären, ließe sich schließlich auch als Erklärung anführen, dass die Arbeiterinnen gerade bei der Wiesenhummel besonders früh und zahlreich sich an der Eiablage beteiligen, und, weil zunächst unbefruchtet, die Männchen hervorbringen. Es ist das aber von vornherein bei unserer frühesten Hummel wenig wahrscheinlich. Im vorliegenden Fall könnten es doch nur die allerersten, zwerghaften Arbeiterinnen gewesen sein auf Grund der Entwickelungsdaten. Auf alle Fälle hat aber auch die Königin (die sich gewiss des Eilegegeschäftes nicht enthielt) auch Männchen gelegt, es erschienen ja gar keine weiblichen Wesen mehr.

Auch hier wieder ist es für nähere Untersuchungen, die natürlich nötig sind, störend, dass der Unterschied zwischen Königin und Arbeiterin verwischt und nicht völlig klar erkannt ist.

Es sei nur noch hervorgehoben, wie wichtig die von Alfken vermutete Erscheinung, falls sie sich auch nur zum Teil bestätigt, wäre für das Problem der Staatenbildung im Tierreich. Wir hätten dann neben typisch einjährigen Staaten, nämlich denen der allermeisten Hummelvölker auch in unseren Breiten einen Übergang

zu perennierenden[12]), und neben monogamen auch polygame Staaten, oder wir hätten dann event. Staatengebilde mit weniger als einjähriger Periode und wir gewännen Grundlagen für die Bewertung des Schwärmens.

Gewisse Übergänge im Staatenleben der Hummeln werden wir erwarten müssen, denn bekanntlich leben die Hummeln, z. B. *Bombus kirbyellus*, im hohen Norden solitär[13]), und in Korsika löst sich der Hummelstaat nicht regelmäßig und vor allem nicht im Winter auf, sondern vielfach auf kurze Zeit im Hochsommer (dem blütenlosen September)[14]). In Südamerika gar haben wir es mit regelrecht perennierenden Hummelstaaten zu tun, in denen mehrere Weibchen (Königinnen) Eier legen (Hilfsweibchen = kleine Weibchen, große Arbeiter gäbe es nicht) und die Schwärme aussenden[15]).

Zum Schlusse sei noch die Ansicht R. v. Ihering's erwähnt, „dass die Staaten von *Bombus* auch in Europa früher polygam gewesen sind", eine Annahme, die mancherlei Schwierigkeiten hat, mir aber auch aus Gründen, die hier übergangen sind, keineswegs indiskutabel erscheint[16]). Die Geschlechtsverteilung (und Geschlechtsverhältnis) gibt in diesem Problem offenbar wichtige Richtlinien.

4. Die Spezialisierung der Bauelemente.

In einer Hinsicht unterscheiden sich die Hummeln und Meliponiden von allen übrigen Bienen, auch von den Wespen, nämlich darin, dass wir in ihren Nestern die Bauelemente je nach ihrer Bestimmung deutlich verschieden ausgebildet sehen, dass wir bei ihnen hier eine Art Arbeitsteilung finden. Nur *Apis florea* bildet in einem untergeordneten Punkte eine Ausnahme. Während die Brutwiege für die verschiedenen Kasten (ziemlich parallel mit *Apis mellifica* und *florea*) mehr nur in der Größe variieren, haben bei den Meliponiden und Hummeln die Nahrungsbehälter eine von den Brutwiegen abweichende Form, ja bei Meliponiden und Hummeln kommen Arten vor, wo die Spezialisierung noch weiter greift und die Honigbehälter, die „Honigtöpfe", wiederum eine andere Form und Größe besitzen als die Pollenspeicher, die „Pollenzylinder". Die

12) Als „Nester mit zwei Bruten in einem Jahr" müssen offenbar die meisten Hummelnester gelten, soweit nur Arbeiterinnen oder „kleine Weibchen", Kinder der einen Staatenmutter, auch ihrerseits Eier legen. Insofern ist Alfken's Ausdruck wohl nicht ganz zutreffend.

13) Friese, 1902. In: Fauna Artica, V. II.

14) Siehe Ch. Ferton, 1901. In: Ann. Soc. Ent. France, V. 70 (vgl. hierzu auch H. v. Buttel-Reepen, 1903. Stammgesch. Entstehung des Bienenstaates. Leipzig).

15) Nach R. v. Ihering, 1903. Biol. Beobacht. an brasil. *Bombus*-Nestern. In: Allg. Zeitschr. Entom., V. 8.

16) Vgl. hierzu auch: H. v. Buttel-Reepen, 1904. Biolog. und soziolog. Momente aus den Insektenstaaten. In: CR. 6. Congrès internat. Zool., Berne.

Pollenzylinder sind von Hoffer, II, p. 85 für *Bombus pomorum* nachgewiesen, sonst ist ihre Verbreitung bei den Hummeln noch nicht näher bekannt. Bei dem beschriebenen Nest von *B. pratorum* fehlten sie, wenigstens in dem Stadium, bis zu dem es sich entwickelt hatte. Jedoch fanden sich an der einen Seite, unter sich enge, mit den Kokons aber nur lose verbunden, neun Honigtöpfe (s. Fig. 1—4). Sie waren schön ausgebildet, 16—20 mm lang, 10—15 mm weit. Es waren bauchige Krüge mit einer etwas aufgeworfenen, wulstig verdickten Öffnung von ungleichem Durchmesser. Wurde ein neuer Honigtopf in den Winkel zwischen zwei älteren errichtet, dann wurden nicht ringsum neue Wände aufgeführt. Die Gestalt eines solchen Topfes wird dann naturgemäß unregelmäßig, von einer Abplattung der gemeinsamen Trennungswand zwischen zwei Töpfen lässt sich ebenfalls nur wenig bemerken. Es kommen auch zierliche Wachsbalken vor, die den loser gestellten Töpfen noch Halt geben (s. z. B. Fig. 3). Solche Gebilde sind namentlich bei bestimmten Meliponen und Trigonen verbreitet. Die Honigtöpfe haben sämtlich die gleiche Farbe, ihr Material ist ebenfalls das nämliche. Nach W. Wagner[17]) (1907) ist das Wachs, das die Königin ausscheidet und das man an den ersten der von der Königin herstammenden Honigtöpfen untersuchen kann, weder der Farbe noch der Qualität nach von dem der Arbeiterinnen, ganz abgesehen davon, dass letztere noch fremde Elemente beimischen. Es ist weder wahrscheinlich, dass im vorliegenden Nest der Wiesenhummel die Bauten der Königin verschwunden sind, noch weniger, dass alle Honigtöpfe von der Königin stammen. Wenn sie demnach wahrscheinlich Bauten der Königinnen und der Arbeiterinnen enthalten, spricht ihr gleichartiges Verhalten hier gegen die Beobachtung oder gegen die Voraussetzung Wagner's. Vermutlich ist der jüngste Teil der Honigtöpfe des Nestes aus dem Wachs erbaut, das von einer Reihe von Zellgruppen fast zu gleicher Zeit entfernt worden war. Von einer Wachsverschwendung kann keineswegs die Rede sein.

Es ist auch bezeichnend, dass bei den Hummeln wie bei den Meliponiden eine deutliche Hülle um den Brutraum sich findet, die im Baumaterial von dem der „Waben" abweicht, die bei den Meliponiden wohl nach Material und Anlage reicher ausgestaltet ist, bei *Apis florea*, *dorsata* und *mellifica* aber um so gründlicher fehlt. Dabei nisten *Apis florea* und *dorsata* regelmäßig im Freien. Wenn *Apis mellifica* im Freien ihre Wabe baut, sucht sie dieselben zwar auch zu schützen, es fehlt ihr aber der Instinkt zum Bau einer kontinuierlichen, eigenen Schutzhülle. Was sie in solchen Fällen

17) W. Wagner. 1907. Psychobiolog. Untersuchungen an Hummeln. In: Zoologica, Heft 46, p. 173.

baut, sind nur modifizierte Waben[18]), während die Hummeln z. B. neben der vegetabilen Nesthülle in vielen Fällen, namentlich bei guter Ernährung auch noch eine Wachshülle fertigen.

5. Zum Baumaterial.

Die Hummeln stehen auch hinsichtlich des eigentlichen Zellbaumaterials den Meliponiden näher als den Honigbienen, ihr Wachs wird wie bei den ersteren, freilich mit etwas anderen Substanzen vermischt, angewendet, und zwar ist auch der Grad dieser Vermengung bei den Hummeln ein Extrem. Das beigemengte Material ist rein vegetabil, bei den Meliponiden kommen außer den vegetabilen Beimengungen auch mineralisch, nämlich humusartige Substanzen vor, die beim Kochen des Brutzellenwachses einen deutlichen, überraschenden Bodensatz bildet. Bei dem Baumaterial der übrigen bauenden (solitären) Bienen lässt sich, wie ich anderwärts zeige, eine aufsteigende Tendenz feststellen, von den erdigen zu den vegetabilen Materialien überzugehen. Diese Verwendung von Pollen findet sich sonst nirgends, soweit er bei *Apis* vorkommt, handelt es sich mehr um gelegentliche Verunreinigung. Diese Eigentümlichkeit wird auch unter anderen Lebensbedingungen in den Tropen, z. B. in Südamerika, beibehalten (nach R. v. Ihering, 1913), dem Hauptverbreitungszentrum der Meliponen. Auch in dieser Hinsicht bedeutet die Baukunst der Hummeln ein Extrem und wahrlich nicht etwa ein primitives, wie man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist.

Dass die Hummeln ihrem Wachse Pollen beimischen, wurde schon hier und da beobachtet; nach Swammerdam soll den ersten Larven die Zellwand als Futter dienen. Einmal bemerkte ich, dass einer der Honigtöpfe durch ein viereckiges, geräumiges Loch seitlich angebissen war. Da längere Zeit empfindlicher Mangel an Pollennahrung herrschte, würde es mich nicht wundern, wenn sich hier die Hummelmännchen am Wachs vergriffen hätten, eben weil es so außerordentlich stark mit Pollen durchmischt ist.

Um das schon makroskopisch unhomogen erscheinende Baumaterial auf seine Bestandteile zu untersuchen, kochte ich sowohl Material der Honigtöpfe als auch der Larvenzellen. Beide Arten unterschieden sich in nichts. Zu meiner größten Überraschung verhielt sich das „Wachs“ gar nicht wie ein bei höheren Temperaturen flüssiger Körper. Das Volum der Wachsteilchen veränderte sich selbst beim starken Sieden nicht, höchstens wurden die einzelnen Stückchen zerrissen. Die ausgekochten Stückchen getrocknet und hernach auf dem Spatel im Mikrobunsenbrenner geglüht, warfen

18) Siehe z. B. E. L. Bouvier, 1896. La nidification des abeilles à l'air libre. In: C. R. Acad. Sc. Paris, T. 142 u. 1907. Sur les nids aériens de l'abeille mellifique (nouveaux faits). In: Bull. Soc. entom. France 1907.

kaum Blasen, färbten die Flamme nur schwach, verkohlten alsbald mit widerlichem Qualmen und ließen eine recht bedeutende Schlacke zurück. Nur eine minimale, kaum zu erkennende Haut bildete sich auf der Oberfläche des Kochwassers beim Erkalten, bei meinen Quantitäten ließ es sich z. B. nicht einmal feststellen, bei welcher Temperatur sie entstand oder verschwand. Sie löste sich leicht in Äther. Nach starkem Sieden waren überhaupt nur die Glaswände mit einem leichten, schmierigen Schaumbelag bedeckt, der sich ebenfalls in Äther leicht löste: dies war der ganze Wachsgehalt des Baumaterials. Ein kaum wahrnehmbarer, schwerer (erdiger) Bodensatz bildete sich nur einmal: eine begreifliche Verunreinigung in einem Erdnest. In Äther ließen sich kleine Wachsstückchen unter starkem Schütteln auflösen. Die Pollenkörner bildeten einen starken, breiigen Bodensatz, dem gegenüber der in diesem Falle leicht gelbe[19]), schmierige Rückstand, den der Äther nach dem Verdunsten hinterlassen hatte, minimal war.

Ungekochte „Wachsstückchen" warfen beim Erhitzen auf dem Spatel über dem Mikrobunsenbrenner einige Blasen auf, die meist erhitzte Stelle umgab sich mit einem Hof geschmolzenen Wachses. Die Wachsstückchen brannten kürzere Zeit mit leuchtender Flamme und angenehmem Geruch, um aber bald in qualmendes Glühen überzugehen bei starkem Kohlenrückstand. Wie ich nachträglich fand, hatte E. E. Sundwik schon 1898 die Resultate chemischer Untersuchungen von Hummelwachs veröffentlicht[20]). Von 130 g „Wachspollenmasse" erhielt er durch Ausziehen mit Äther und Chloroform etwa 30 g braungelben, rohen Wachses vom Schmelzpunkt 30—40° C. Er nimmt 70% Pollengehalt an, nach ihm ist dieses Rohwachs nicht durch „verschiedene harzige und andere klebrige Stoffe vermengt" (Hoffer), sondern hauptsächlich nur durch Fette und etwas Pollenfarbstoff. Wenn man das Fett vom Rohwachs durch einen mehr als siebenfachen Umkristallisierungsprozess trennt, erhält man ein reines, nur noch wenig klebriges Produkt von wesentlich höherem Schmelzpunkt, 74—75°, das hinsichtlich der Knetbarkeit völlig dem gleicht, das Hoffer mittelst Skalpells den Bauchwachsspiegeln der Hummeln entnommen hatte. Als wahrscheinlichste, wenn auch nicht sichere Formel gibt Sundwik für reines Hummelwachs $C_{34}H_{70}O$ an.

Im einzelnen auf diese vergleichend-biologischen Fragen und ihre Tragweite, sowie über die Beziehungen des Hummelbaus zum Problem der Bienenzelle sei nicht näher eingegangen, da ich sie in eigener, ausführlicher Arbeit behandelt habe, deren Erscheinen aber durch äußere Verhältnisse sich verzögert hat.

19) Der Äther hatte den Pollenkörnern Farbstoffe entzogen.

20) E. E. Sundwick. 1898/99. Über das Wachs der Hummeln (*Bombus* sp.). In: Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chemie, V. 26.

6. Farbenvarietäten im selben Hummelnest.

Das Problem der Farbenveränderlichkeit wurde bei den Hummeln schon mehrfach dargestellt und in seiner Tragweite gewürdigt[21]). Doch wird es noch einmal in Angriff genommen werden müssen, und zwar auf mendelistischer Grundlage.

Die üblichsten „Farbenvarietäten" von *Bombus pratorum* L., Rasse *pratorum*, hat Alfken 1913 zusammengestellt. Sie seien hier wiedergegeben, zumal auch seine Bezeichnungen die Priorität besitzen.

1. Prothorax mit breiter gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   B. pratorum L. Typus = var. *dorsatus* Fr. u. W.
2. Prothorax wie bei vorig., 2. Hinterleibsring mit unterbrochener gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *subinterruptus* K. = Typus Fr. u. W.
3. Prothorax wie bei vorig., 2. Hinterleibsring mit breiter gelber Binde, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *fidus* Harr. = *donovanellus* K., *citrinus* Schmied.
4. Prothorax mit schmaler gelber Binde, Hinterleibsring 5—6 rot.
   var. *luctuosus* Schmied.
5. Prothorax mit einzelnen gelben Haaren, Hinterleibsring 4—6 rot.
   var. *styriacus* Hoff.
6. Prothorax mit 2 ovalen gelben Flecken, Hinterleibsring 4—6 oder 5—6 rot.
   var. *borealis* Alfk.
7. Thorax ganz schwarz, Hinterleibsring 4—6 oder 5—6 rot.
   var. *decoloratus* Alfk. = *styriacus* Fr. u. W.
8. Prothorax mit einzelnen gelblichen Haaren, Hinterleibsring 6 rötlich.
   var. *proserpina* Fr. u. W.
9. Thorax ganz gelb, oder gelb mit schwärzlicher Binde. Hinterleibsring 1—2 gelb, 3 schwarz, 4—6 rot, manchmal 1—3 gelb.
   var. *burrellanus* K.

Von meinen Wiesenhummeln, die also alle Kinder (event. Enkel) derselben Königin waren, kamen folgende Varietäten vor:

Die Königin: var. *subinterruptus* K. = Typus Friese und Wagner.

Die Männchen: zum Teil (aber nicht selten!) var. *fidus* Harr., zum Teil: Typus = var. *dorsatus* Fr. u. W.

Die Arbeiterinnen: meist: *luctuosus* Schmied, zum Teil Var. *subinterruptus* nebst Übergängen zwischen den beiden letzten Formen.

Leider achtete ich zu spät auf die Farbenvarietäten, so dass ich ihr zahlenmäßiges Auftreten nicht mehr feststellen konnte.

21) S. namentlich Friese und Wagner 1910: Zool. Studien an Hummeln. Zool. Jahrb. Syst. V. 29 und O. Vogt, 1909. Studien über das Artproblem: Über das Variieren der Hummeln I. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin.

Im hohen Schwarzwald mit seinen zahlreichen Relikten alpiner und subalpiner Pflanzenwelt, fand ich bis jetzt keine anderen Färbungen als im Rheintale (Schönberg).

Die erwähnte Königin (s. o. S. 695) gehörte z. B. der Var. *subinterruptus* K. = Typus Friese und Wagner an, ebenso die erwähnte Arbeiterin vom Schluchsee.

Alle Imagines waren beim Ausschlüpfen aus dem Kokon, das sich übrigens ohne jede Beihilfe vollzog, wie schon anderwärts angegeben wurde, total farblos, nämlich hellgrau, ganz im Gegensatz zu den solitären Apiden, wo sich die Ausfärbung der Haare nicht nur vor dem Ausschlüpfen aus dem Kokon, sondern sogar vor dem Ausschlüpfen aus der Puppenhaut vollzieht, bei manchen Formen, z. B. *Osmia cornuta*, *rufa* über 6 Monate vor Ausschlüpfen aus dem Kokon.

Auf dem zweiten Ausfärbungsstadium war z. B. bei den Männchen der Var. *fidus* Harr. die Abdomspitze hellbraun, Gesicht und Thoraxbinde hellgrau mit leichtem Stich ins Gelbliche, das übrige grauschwarz, erst nach 3—6 Tagen war das prächtige Kleid mit den reinen Farben zitrongelb, samtschwarz, ziegelrot erreicht. Die Raschheit auch des Ausfärbungsprozesses scheint in der Tat von der Temperatur abzuhängen. Nicht nur hinsichtlich der Farben schlüpfen die Hummeln unfertig aus dem Kokon. Die Flügel sind noch weich und haben eingebogene Enden. Auch das Chitin hat, dem Gang der Tiere nach zu schließen, noch nicht die endgültige Festigkeit.

Waren die Männchen einmal ausgefärbt, so verließen sie bald auf Nimmerwiedersehen (bei anderen Arten anders) das Nest.

Schade, dass weitergreifende experimentelle Vererbungsstudien, wozu bei der Hummel die auffallende Farbenvariationsbreite und die prägnanten Farbenkombinationen einladen, sehr erschwert sind. Die eine Schwierigkeit, eine junge Königin mit Männchen bestimmter Rasse zu befruchten, erscheint nach meinen Beobachtungen nicht unüberwindlich. Doch gelang es nach den bisherigen Erfahrungen nicht, ein bestimmt befruchtetes Weibchen an bestimmter Stelle zur Nestanlage zu bewegen, immer suchen sie das Weite, ja verlassen unter Umständen das schon begonnene Nest. Zuverlässige Erbformeln lassen sich da schwerlich aufstellen.

7. Zum Orientierungssinn der Hummeln.

Es seien noch einige Beobachtungen zum Problem des Orientierungssinnes beigefügt, das zwar in der Grundlage allmählich für die Hymenopteren geklärt ist, aber im einzelnen noch viel Interessantes bietet.

1. Mit dem Ausgraben des Nestes beschäftigt, konnte man manche Arbeiterin beobachten, die den allgewohnten Weg ins Nest

nehmen wollte. Aber alles war da verändert, nichtsdestoweniger ließen sich die Tierchen genau an der ursprünglichen Stelle des Flugloches nieder ohne großes Zaudern, obwohl der Gesichtseindruck ein ganz anderer als der längst gewohnte war.

2. Nur im Anfang, als noch fast nichts am Nesteingang verändert war, konnten wir, mein Begleiter und ich — vielleicht standen wir zu nahe —, beobachten, wie eine Arbeiterin den Flug plötzlich kurz vor dem Nest verlangsamte, einige Zeit ganz in der Nähe suchte, dann aber wieder den Weg ins Weite nahm. Die Hummeln verblieben nach der Narkotisierung ca. 1 Tag im Transportkästchen, dann kamen sie mitsamt ihrer Wabe in ein Beobachtungskästchen mit verschließbarem Flugloch. Am nächsten Morgen, einem unfreundlichen Tag, aber begannen sie schon am frühesten Morgen ihre Ausflüge in der ihnen so ungewohnten Umgebung (Parterrefenster mit Vorgarten an belebter Straße).

3. Ein typischer allbekannter Orientierungsflug von 1—3 m im Durchmesser vermisste ich bei keinem Weibchen, das (nach anderen Umständen auch zu schließen) zum erstenmal bei mir[22]) ausflog, anders bei den Männchen. Es scheint, dass ein Tierchen seine Flugrichtung längere Zeit beibehielt, wenigstens konnte man drei Hauptflugstraßen unschwer feststellen.

4. Mein Kasten besaß oben einen abnehmbaren Holzdeckel und darunter einen Glasabschluss, gebildet aus drei Glasscheiben, die man wie Schiebfenster seitwärts bewegen konnte. Wenn ein Mitglied der Verproviantierungskolonne, die aus älteren Arbeiterinnen bestand, sich seiner Schätze entledigt hatte, sich zum Aufbruch rüstete und der Holzdeckel war gerade abgenommen, flog es alsbald dem Glasabschluss, d. h. dem Lichte zu und kroch nicht erst nach dem halbdunkeln Fluggang. Konnte sie oben durch einen offenen Spalt entwischen, flog sie alsbald ohne weitere Umstände auf ihrer Flugstraße, um wieder nach einiger Zeit durchs Flugloch heimzukehren.

5. Einmal aber wurde eine Arbeiterin durchs Öffnen des Deckels von der Wabe aufgescheucht und summte im Kästchen umher, alsbald öffnete ich rechts den Glasschieber und das Tierchen geriet ins Freie. Es war das erste Mal, denn sie machte den Erkundigungsflug. Nach geraumen 10 Minuten kehrte eine Hummel zurück, die das Flugloch ganz ignorierte und über dem Kästchen schwebte und stets von oben nach unten außen an den Kästchenwänden hinabflog, ja auch hinter dem Kästchen tastend sich zu schaffen machte.

22) Wenn einzelne von denselben, was doch wahrscheinlich ist, früher schon am alten Nestplatz ihren Beobachtungsflug gemacht hatten, machten sie ihn hier zum zweiten Male. Der Weg, wie sie zur „Erkenntnis“ kamen, dass ein weiterer notwendig sei, scheint mir nicht einfach zu sein, auch wenn man berücksichtigt, dass die Tiere narkotisiert waren.

Sachte war inzwischen der Glasabschluss geöffnet worden. Das Tierchen tauchte denn auch genau an der Stelle, wo es aufgeflogen war, hinunter in das Innere des Kästchens. Einmal nur hatte sie, halb unfreiwillig, den Weg ins Freie genommen, und trotz der mannigfachen Bilder, die sie zum ersten Male in den 10 Minuten zu verarbeiten hatte, fand sie den Weg und machte ihn rückwärts genau in der (für die übrigen Nestinsassen ganz ungewohnten) Weise, wie sie ihn vorwärts gemacht hatte.

6. Auch ein Männchen machte sich am Glasabschluss zu schaffen, als es geöffnet wurde, stürzte es sich, bezeichnend für die Art und die Fähigkeiten der Männchen, ohne Orientierungsflug davon und kam, wie alle Männchen, nicht wieder.

7. Auf der einen Seite des geräumigen Kästchens, ca. 15 cm von der Wabe entfernt, stand ein kleines Becken mit Zuckerwasser. War das Kästchen oben zugedeckt, so machten die Arbeiterinnen den Weg zwischen Becken und Honigtöpfen zwar hastig, aber zu Fuß, war aber der Deckel oben offen und volle Helligkeit im Kästchen, dann flogen sie, als hätten sie wie im Freien die Reihenfolge ihrer Handlungen abzuwickeln. Mehrere Männchen begannen gar ihre Liebesspiele bei diesen Gelegenheiten.

8. Man sollte meinen, dass die geschäftigen Hummeln mit ihrem guten Orientierungssinn auch im Nest den Weg zwischen Flugloch und Honigtopf, der gerade gefüllt werden soll, in der direkten, kürzesten Richtung zurücklegten. Es eilt aber, wie andere es schon richtig beobachteten, solch eine Hummelarbeiterin oft kreuz und quer über die Waben, um endlich nach vielem „unnötigen Umhertasten“ an ganz bestimmten Töpfen zu landen, stets ein eigenartiger Anblick, als hätte das Tierchen im Übereifer „den Kopf verloren“. Wohl stehen ihm die Nestinsassen vielfach im Wege, aber das allein klärt dieses Gebahren nicht.

9. Es kommt vor, dass eine Arbeiterin längere Zeit hindurch im selben Honigtopf schließlich ihre Beute niederlegt, plötzlich kann sie aber zu einem anderen übergehen, ohne dass der erste auch nur annähernd gefüllt wäre.

10. Am 5. Juni, also ca. 11 Tage, nachdem die letzte Arbeiterin das Nest verlassen und nachdem das Beobachtungskästchen für 2 Tage in ein anderes Zimmer gebracht worden, stand das verschlossene Kästchen für kürzere Zeit auf einem Tische in der Nähe des ursprünglichen Standortes, aber hinter beinahe geschlossenen Vorhängen. Da erschien eine Arbeiterin am Fenster, wo das Kästchen früher stand, sie flog ins Zimmer und nachdem sie das Beobachtungskästchen erreicht hatte, umflog sie dasselbe, da das Flugloch verschlossen war, längere Zeit nach allen Seiten. Und dabei standen auf demselben kleinen Tisch noch zwei andere, fast gleiche (Zigarren-)Kästchen. Nur das Nistkästchen wurde beachtet. Die

Arbeiterin erkannte es wieder, trotzdem es anders aufgestellt und beleuchtet und lange ihrem Blick entzogen war.

11. Am 7. Juni fand sich im Nistkästchen eine Arbeiterin von *B. pratorum*. Da noch Nahrungsreste sich im Neste befanden, könnte es sein, dass ein fremdes Individuum den Weg dahin gefunden hatte.

Alle die erwähnten Beobachtungen scheinen mir nur erklärlich bei der nunmehr herrschenden Annahme: die Insekten verketten die Gesichtseindrücke zu einer Reihe von Bildern. Diese Reihe, vom Gedächtnis reproduziert, ist der Ariadnefaden, der das Insekt zum Nest zurückführt. Dass diese Reproduktion nicht gar zu sklavisch vor sich geht, dafür dürften in Obigem Beispiele enthalten sein.

Der Fall 1, eine Beobachtung, wie ich sie namentlich an solitären Bienen machte, wie sie auch an Bienen und Hummeln gemacht wurden, scheint dafür zu sprechen, dass die Bienen für einen Weg, den sie sehr oft gemacht, weniger auf „optische Signale" angewiesen sind, sondern dass sie den Weg auch „blind" finden, einigermaßen ähnlich wie der geübte Klavierspieler seine Tasten.

Man darf hier m. E. von einer Art Muskelsinn bezw. „Muskelgedächtnis" reden[23]).

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Nest der Wiesenhummel (ohne die Hülle aus dürren Blättern) s. Text. Phot. 15. V. Größe $^1/_1$. Wabe halb von oben. Rechts die Honigtöpfe, einer rechts unten gequetscht. Bei *b*, *c* und *d* spärliche „Wachsansammlungen" (wohl Grundlagen für spätere „Larvenzellen"); bei *a* Larvenzelle mit spärlicher Brut (ging ein). Das übrige, die von „Wachs" entblößten Zellgruppen. Oben geöffnete Kokons hauptsächlich von der Zellgruppe 5. Auf den weißlichgelben Kokons Spuren des dunklen Wachses. Die Verbindung der Honigtöpfe mit der „Wabe" ist locker. Verschiedene Größe der Kokons.

Fig. 2. Nest der Wiesenhummel nach dem Leben phot. ca. 18. V. durch das eine Fenster des Beobachtungskästchens; genau seitl. Ansicht. Größe $^1/_1$. Höhe der Wabe; Gestalt und Größe der Honigtöpfe. Vom gequetschten Honigtopf sind nur noch die Spuren vorhanden, sie zeigen, wie ein neuer Topf in den Winkel von zwei älteren erbaut wurde. Links oben die große alte Königin über die Kokons kriechend mit mächtig verlängertem Hinterleib (vgl. die Hinterextremitäten daneben) relativ kurzen Flügeln und ganz „abgeflogenem" (haarentblößtem) Thoraxrücken. Darunter noch unausgefärbtes Männchen. Behaarung, auch an den Extremitäten, noch hell und ganz struppig, Abdomspitze hell (noch nicht rot). Rechts von beiden: eben ausgeschlüpftes Männchen, die ganze Behaarung noch weißgrau (ist unscharf wiedergegeben).

Fig. 3. Honigtopf einzelnen (vorn etwas verletzt). Seitlich ein Wachsbalken, der den Honigtopf an der Wabe festhielt (s. a. Fig. 1, oberster Honigtopf). Die rauhe, unhomogen erscheinende Oberfläche des Wachses ist noch zu erkennen.

23) Siehe Piéron: Bull. de l'institut général psychol. Janvier-mars 1906, p. 29 ff.

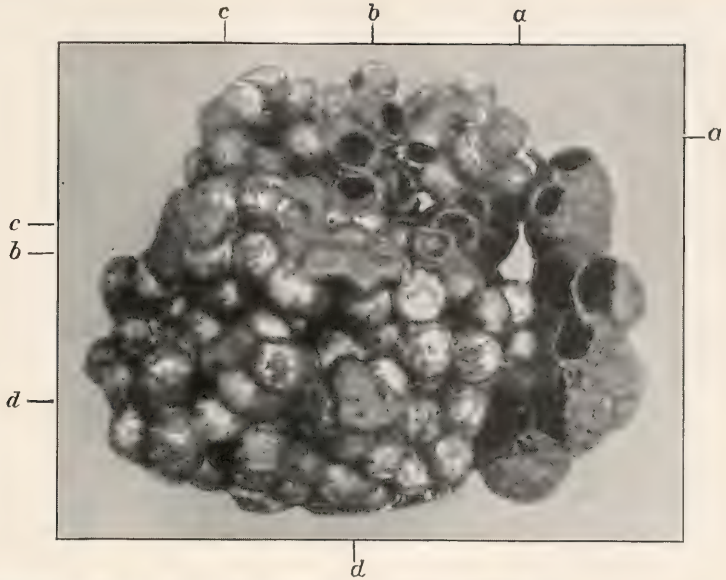


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 4. „Wabe“ von oben. Phot. 25. Mai n. d. Leben. Größe $^1/_1$. Der größte Teil der Kokons ist aufgebrochen. Gegenüber Fig. 1 sind hier neu ausgeschlüpft die Männchen, der männlichen Zellgruppen: *11*, *12*, *10*, *13*, zum Teil *15* und *14*, auf letzteren namentlich haben sich gerade die Männchen versammelt. Diese Figur liegt dem Schema Fig. 5 S. 688 zugrunde. Die Königin fehlte schon um diese Zeit im Nest.

Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen.

(Experimentelle Untersuchungen an Insekten-[*Dixippus*-]Larven.)

Von **Prof. Dr. Jan Hirschler** (Lemberg-Universität.)

1. Einleitung und Fragestellung.

Das Wachstum der Organismen wurde, wie bekannt, schon auf sehr verschiedenerlei Weise und von verschiedenen Gesichtspunkten aus analysiert und genau untersucht, wobei die Methode, welcher man sich in einem gegebenen Falle bediente, der aufgestellten Frage, die zu lösen war, angepasst werden musste. Es wurden also an wachsenden Organismen in gewissen Zeitintervallen ihre Dimensionen (z. B. Länge, Breite), ihr Volumen oder ihr Gewicht bestimmt, wodurch wir eine Einsicht in das Wachstumstempo, welches dem Verlaufe eines autokatalytischen chemischen Vorganges ähnlich ist (W. Ostwald[1]), erhalten haben. Andererseits wurde versucht, die Frage zu beantworten, welchen voluminösen Veränderungen die Substanzen, aus denen der wechselnde Organismus aufgebaut ist, in bestimmten Zeiträumen und Entwickelungsstadien unterliegen, es wurde also der Wassergehalt, die organische Trockensubstanz, die Aschenquantität und andere Bestandteile gemessen und vieles Wichtige und Interessante, hauptsächlich über die Rolle, die dem Wasser bei Wachstumsvorgängen zukommt, festgestellt (Davenport[2]), Schaper[3]), Biataszewicz[4]), Liebermann[5]), Pott[6]),

1) Ostwald, W.: Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwickelungsvorgänge (Vorträge und Aufsätze über die Entwickelungsmechanik der Organismen, Heft 5, 1908).

2) Davenport, C. B.: The role of water in growth (Proceed. Soc. Natur. Histor. Boston v. XXVIII, 1897).

3) Schaper, A.: Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums (Archiv f. Entwickelungsmech. Bd. 14, 1902).

4) Biataszewicz, K.: Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen (Bulletin Acad. Sc. Cracovie 1908).

5) Liebermann, L.: Embryochemische Untersuchungen (Pflüger's Arch. f. d. ges Physiologie, Bd. 43, 1888).

6) Pott, R.: Untersuchungen über die chemischen Veränderungen im Hühnerei während der Bebrütung (Landwirtschaftl. Versuchsstat., Bd. 23, 1879).

Kellner[7]) u. a.). Außer den Volumenschwankungen, der chemisch-physikalischen Komponenten des wachsenden Organismus, wurde auch das Verhalten seiner morphologischen Einheiten, der Zellen, geprüft, indem man versucht hat, den Anteil des Zellenzahl- und Zellenvolumen-Anwuchses am Wachstum des ganzen Organismus, zu bestimmen (Warren[8]), Berezowski[9]), Conklin[18]) u. a.). Man interessierte sich auch vielerseits für die Volumen- oder Gewichtsrelation der einzelnen Körperteile im wachsenden Organismus und für die Kernplasmarelation während der Entwickelung und während des Wachstums verschiedener Tiere, worüber uns ausführlich Przibram[10]) und Erdmann[11]) in ihren Zusammenstellungen informieren. Außer Volumen- und Gewichtsbestimmungen wurden an verschiedenen Tieren Dimensionen-Messungen (Länge-, Breite-Messungen) vorgenommen, die entweder nur zur Berechnung des Volumens wachsender Tiere dienten (z. B. Popoff[12]) — *Frontonia*), oder uns auch bei Berücksichtigung der Diameter-Relationen über die Formveränderung des wachsenden Tieres unterrichten sollten (Edwards[13]) — *Holothuria floridana*, Williamson[14]) — *Carcinus*, Jennings[15]) — *Paramaecium*, Williams[16]) — *Gongylus* u. a.) sich also nicht ausschließlich auf die Analyse des Wachstums bezogen. Die Ergebnisse aller derjenigen Untersuchungen, in denen über gleichsinnige Veränderung des Volumens zweier Körperteile, oder gleichsinnige Veränderung der Dimensionen zweier Körperdiameter berichtet wird, könnten vielleicht auf Korrelationen, die zwischen ihnen bestehen,

---

7) Kellner, O.: Chemische Untersuchung über die Entwickelung und Ernährung des Seidenspinners (ibidem Bd. 30, 1884, Bd. 33, 1887).

8) Warren, E.: Preliminary Attempt to ascertain the Relation-ship between the Size of Cell and the tize of Boohy in *Daphnia magna* Straus (Biometrika vol. 2, 1903).

9) Berezowski, A.: Studien über Zellgröße. Erste Mitteilung über das Verhältnis zwischen der Zellgröße und der Gesamtgröße des wachsenden Organismus (Archiv f. Zellforschung, Bd. 5, 1910).

10) Przibram, H.: Experimentelle Zoologie. Bd. 4. Vitalität (Leipzig und Wien 1913).

11) Erdmann, Rh.: Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum (Ergebn. d. Anatomie und Entwickelungsgesch., Bd. 20, 1912).

12) Popoff, M.: Experimentelle Zellstudien (Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, 1908).

13) Edwards, Ch.: Variation, Development and Growth in *Holothuria floridana* Pourtalès and in *Holothuria atra* Jäger (Biometrika vol. 6, 1909).

14) Williamson, H.: On the Larval and Early Young Stages and Rate of Growth of the Shore-Crab, *Carcinus maenas*, Leach (Annual Report Fisher. Board for Scottland 1903).

15) Jennings, H.: Heredity, variation and evolution in *Protozoa* (Proceed. of the Americ. Philosoph. Soc. vol. 47, 1908).

16) Williams, Ch.: Notes on the Life History of *Gongylus gongyloides*, a Mantis of the Tribe Empusides and a Floral Simulator (Transact. Entomolog. Soc. London 1904).

hindeuten. Werden aber in solchen Fällen Korrelationen angenommen, so gebraucht man diese Bezeichnung nur in dem ziemlich unexakten Sinne, in welchem sie auch in der Variationsstatistik Anwendung findet, worauf Johannsen[17]) in seinem Werke aufmerksam macht. Denn Korrelationen können nicht mittelst Messungsmethoden, sondern nur durch Experimente sicher nachgewiesen werden. Für das Wachstumsproblem, welches uns hier interessiert, liegen nun weiter Experimente vor, die das Bestehen von Wachstumskorrelationen beweisen, indem nach Exstirpation gewisser Organe eine Wachstumshemmung des ganzen Organismus festgestellt, oder nach Implantation gewisser Organe, eine stärkere Entwickelung und Wachstum anderer Organe beobachtet wurde. Die ganze Frage über die Korrelation der primären und sekundären Geschlechtscharaktere und die Experimente dieses Forschungsgebietes, inwiefern sie sich auf den jungen und wachsenden Organismus beziehen, würden nun auch, worauf hier nur hingedeutet sei, dem Wachstumsprobleme angehören und zahlreiche Beweise für das Bestehen von Wachstumskorrelationen abgeben. Wie nun aus unserer kurzen Übersicht hervorgeht, wurde das Wachstum der Organismen auf folgendes untersucht: 1. Auf sein Tempo, 2. auf das Verhalten der morphologischen oder chemisch-physikalischen Körperkomponenten (beide mittelst Messungsmethoden), 3. auf Wachstumskorrelationen (Experiment).

Nachdem wir nun eine Reihe von Problemen, die das Wachstum der Organismen betreffen, kennen gelernt haben, erlauben wir uns, unsere Fragestellung vorzuführen. Sie lautet folgend: Ist ein gewisses Dimensionswachstum (z. B. Längenwachstum), welches an einem jungen, wachsenden Organismus stattfindet, von einem anderen Dimensionswachstum (z. B. Breite- oder Dickewachstum) abhängig, oder ist es selbständig, respektive inwiefern das eine oder das andere? Oder mit anderen Worten gesagt: Wird das Wachstum, welches in der Richtung eines gewissen Körperdiameters verläuft, von dem Wachstum, welches in der Richtung eines anderen Körperdiameters stattfindet, korrelativ bedingt oder ist es autonom, oder ist es vielleicht teilweise abhängig und teilweise autonom? Wir fragen nun auch nach Wachstumskorrelation und Wachstumsautonomie, aber in einem anderen Sinne, wie in den vorher genannten Experimenten. Dort wird gefragt, inwiefern das Volumenwachstum[19]) eines Organes oder des ganzen Körpers von der An- oder Abwesenheit eines anderen Organs abhängig ist, während es sich in unserem Falle vor allem um das Dimensionenwachstum[20])

17) Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre (Jena 1909).
18) Conklin, E.: Cell-size and body-size (Journal of morphology vol. 23, 1912).
19) = Massenwachstum (W. Roux).
20) Dimensionelles Wachstum (W. Roux).

handelt, welches natürlich sehr oft auch durch das Volumenwachstum begleitet wird. Da die bestimmte Form, die für das tierische Individuum charakteristisch ist, eben dadurch zustande kommt, dass an ihm, während seiner Entwickelung, das Wachstum in den verschiedenen Richtungen seines Körpers verschieden schnell verläuft, was Formveränderungen am Individuum hervorruft, wird unser Studium, welches sich mit der Korrelation des Dimensionswachstums befasst, auch gleichzeitig zu einer experimentellen Analyse der Formbildung. Während nun aber die früher genannten Arbeiten, die sich auch mit Dimensionenmessung befassen, nur über Veränderungen der Körperdiameter-Relationen berichten, welche am normalen wachsenden Tiere festzustellen sind, versuchen wir die Frage zu beantworten, ob die Lösungen der einzelnen Diameter, die die Form bestimmen, voneinander abhängig, oder unabhängig sind. Wenigstens für einige wollen wir eine Antwort finden. Es wird nun um die Plastizität der Form gefragt.

Wollen wir uns aber über Korrelationen orientieren, so müssen wir experimentell in den Wachstumsvorgang eingreifen, wie dies eben getan wurde. Dem Effekte des Experimentes wurde hernach durch Messungen eine exaktere Form gegeben.

2. Methodisches.

Unsere Frage versuchten wir an Hand von Experimenten, die an jungen Larven einer indischen Stabheuschrecke (*Dixippus morosus* L.) vorgenommen wurden, zu beantworten. Um sich zu überzeugen, ob bei dem Wachstum dieser Tiere Wachstumskorrelationen vorkommen, wurde ihnen quer um den Leib ein weißer Seidenfaden umgebunden, wodurch das Dickenwachstum auf der betreffenden Höhe gehemmt wurde und nun beobachtet, ob diese Wachstumshemmung einen Einfluss auf das Längenwachstum der Tiere hat, was sich aus dem Vergleiche mit gleichalten Kontrolltieren ergeben würde. Bei meinem ersten Versuche wurde dieser Fadenring an verschiedenen Stellen des Thorax (Pro-, Meso- und Metathorax) angelegt, bald aber überzeugte ich mich, nachdem mir der Häutungsmodus dieser Tiere genau bekannt wurde, dass man diesen Ring nur an einer bestimmten Stelle des Thorax anbringen kann und zwar in der Mitte des Metathorax, wenn man auf ein günstiges Resultat rechnen will. Soll nämlich der Fadenring, von einem gewissen Moment angefangen, wirklich als Wachstumshemmer wirken, so muss er den Körper eng umspannen, darf ihn aber nicht derart drücken, damit der Blutkreislauf, das Nervensystem und der Transport der Nahrung durch den Darmtraktus so schädlich beeinflusst wurden, damit sie das Weiterleben des Versuchstieres unmöglich machten. Man muss also bei solchen Eingriffen immer damit rechnen, dass ein gewisses Prozent der „Ringtiere“ eingeht, was

auf zu starke Zuschnürung des Fadens zurückzuführen ist. Für die übrigen, die am Leben bleiben, ist wiederum die Häutung ein kritischer Moment und soll ein Versuchstier diese glücklich überstehen, so muss es den Fadenring am Metathorax angebracht haben. Dies ergibt sich aus dem Häutungsmodus: Der Chitinpanzer platzt nämlich auf dem Rücken des Tieres auf der Höhe des Mesothorax, hernach zieht das Tier den Prothorax und den Kopf aus ihm heraus und nach vorne kriechend, befreit es aus ihm den Metathorax und den Abdomen. Ist nun der Fadenring am Metathorax angelegt, der uns die dicke Partie des *Dixippus*-Körpers darstellt, so sind die Tiere imstande, in einer Zahl von Fällen (ein gewisses Prozent geht auch dabei ein) den Chitinpanzer samt Fadenring vom Körper abzustreifen und können somit weiter zum Experiment gebraucht werden, indem man an ihnen nach der Häutung einen neuen Fadenring anbringt. Befindet sich dagegen der Fadenring am Pro- oder Mesothorax, so wird die Häutung in den meisten Fällen unmöglich gemacht und fast alle Versuchstiere gehen ein. In meinen späteren Versuchen wurden Fadenringe nun ausschließlich am Metathorax angelegt. Das Anbringen des Fadenringes haben wir an den Tieren während ihres kataleptischen Zustandes, der leicht durch einen leichten Stoß oder Erschütterung hervorzurufen ist, vorgenommen. An dem Fadenringe eines jeden Versuchstieres wurde ein kleines Zettelchen aus Wachspapier mit Ordnungszahl angebracht, um zu jeder Zeit die Identität des Tieres feststellen zu können und nun wurde eine gewisse Zahl von „Ringtieren“ in einem Glase, welches mit Gaze überbunden war, untergebracht. Zu einem Versuche wurden immer annähernd gleich lange Individuen gebraucht, was natürlich auch auf die Kontrolltiere zu beziehen ist. Da man an den Kontrolltieren keine Zeichen anbringen konnte, musste ein jedes allein in einem kleinen Glase gezüchtet werden. Die Züchtung dieser Tiere kommt leicht und Todesfälle bei Kontrolltieren sind eine Seltenheit; deswegen wurden auch zur Kontrolle nur wenige Exemplare (5—6) gebraucht. Erwähnt sei noch, dass das frischgehäutete Tier stundenlang, regungslos, neben dem abgestreiften Chitinpanzer sitzt, so dass man auch bei Versuchtieren, die den Chitinpanzer samt Fadenring und Zettelchen abwerfen, über ihre Identität im gewissen bleiben konnte. Nun hieß es, die Versuchs- und Kontrolltiere in womöglich gleichen Bndingungen zu züchten, um die Fehler, die beim Ausbleiben dieser Maßregeln ins Experiment einschleichen könnten, auszuschließen. Die Gläser mit den Versuchs- und Kontrolltieren wurden auf ein und demselben Tische in einem Zimmer (Temperatur durchschnittlich $+ 15^{0}$ C.) gehalten. Tagtäglich wurde sämtlichen Tieren reichlich Nahrung (frische Tradescantiablätter) dargeboten, so dass am nächsten Tage viel von ihr zurückblieb. In einem jeden Glase befand sich ein mit Wasser ge-

tränktes Wattestück, welches tagtäglich von neuem benetzt wurde, und nie vollkommen seinen Wassergehalt verlor. Die Versuchstiere nahmen trotz der Fadenringe gierig Nahrung auf, was man entweder direkt beobachten oder aus den angenagten Blättern und den am Boden des Glases liegenden Exkrementen folgern konnte. Ihr Darm war fast immer mit Nahrung erfüllt und schimmerte deswegen wie ein dunkler Streifen durch die Haut durch. In dieser Beziehung verhielten sie sich ebenso wie die Kontrolltiere.

Unser Material eignete sich zu solchen Experimenten nicht allzu gut, denn während der Häutungen, die bei einem anderen Materiale (Mollusken oder Tunicaten) kaum ins Spiel kommen würden, geht ein ansehnlicher Prozent der Versuchstiere ein. Andererseits hat es aber vor einem anderen Versuchsmateriale gewisse Vorzüge, die sich aus der Beschaffenheit des Insektenkörpers ergeben. Der Insektenkörper ist, wie bekannt, in den meisten Fällen im Vergleiche mit dem Körper anderer Tiere (Würmer, Mollusken, Tunicaten) sehr wenig kontraktil und ziemlich steif, soll man nun an ihm Messungen vornehmen, wie dies bei unseren Versuchen nötig war, so ist das Erzielen einer größeren Exaktheit viel leichter als bei Tieren mit stark kontraktilem Körper, dessen Länge und Breite vom jeweiligen Kontraktionszustande abhängen und den Fehlern Tür und Tor offen lassen (auch oft bei Anwendung der Narkose). Zu Längemessungen eignen sich nun die *Dixippus*-Larven besonders gut, denn im kataleptischen Zustande ist ihr stäbchenförmiger Körper gerade ausgestreckt und wie starr. Wenn wir noch in Betracht ziehen, dass zu solchen Experimenten, wie die unserigen, wachsende und junge, also meistens nur kleine Individuen gebraucht werden können, an denen jeder begangene Messungsfehler relativ groß ist, so könnte man wegen der genannten Eigenschaften die *Dixippus*-Larven doch für ein ziemlich geeignetes Material ansehen.

Um den Einfluss der Wachstumshemmung festzustellen, wurde am Anfange und am Ende des Versuches unter einer Lupe, mittelst einem Zirkel, bei den Versuchs- und Kontrolltieren, die Körperlänge gemessen und der Abstand der Zirkelspitzen nach jeder Messung sofort mittelst einer Schraube fixiert. Hernach wurden mittelst einem Zeichenapparate die Zirkelspitzen auf einen Objektmikrometer, der sich unter der Mikroskoptube auf dem Objekttische befand, projeziert und die zwischen ihnen enthaltenen Maßeinheiten abgelesen. Diese wurden hernach durch die Vergrößerung multipliziert und auf Millimeter berechnet. Sämtliche Messungen haben wir auf diese Weise ausgeführt. Die Anwendung dieses Verfahrens, die die Exaktheit der Messungen hebt, schien mir wegen der Kleinheit der Objekte angezeigt zu sein. Seine Schilderung wird es nun

dem Leser verständlich machen, auf welche Weise wir die auf den Tabellen angegebenen Bruchzahlen erhalten haben.

3. Taktisches.

Wir übergehen zur Darstellung der Tatsachen: Zu den Versuchen wurde immer eine Zahl annähernd gleich langer Individuen gewählt und am Anfange jedes Experiments ihre Länge bestimmt. Da wir uns mittelst Messungen, die an einigen Kontrolltieren gemacht wurden, überzeugt haben, dass während der Dauer des betreffenden Experimentes die Dicke des Tieres und hauptsächlich die Dicke des Metathorax (an dem bei den Versuchstieren der Fadenring angebracht war) zunimmt, schien uns die Bestimmung der Metathoraxdicke wohl am Anfange jedes Versuchs wie auch nach seinem Ablaufe bei allen Tieren vollkommen unnötig zu sein. Denn angesichts dessen, dass bei jedem Versuche die Kontroll- und Versuchstiere sich sonst in ganz gleichen und annähernd normalen Bedingungen befanden, konnte eine Hemmung des Längenwachstums, bei den Versuchstieren, nur auf die Anwesenheit des Fadenringes zurückgeführt werden.

Tabelle I.

Nummer	Länge der Versuchstiere		Länge der Kontrolltiere	
	Am Anfange des Experiments	Am Ende des Experiments	Am Anfange des Experiments	Am Ende des Experiments
1	20,9 mm	29,7 mm	21,2 mm	35 mm
2	20,9 „	29,5 „	20,9 „	34,2 „
3	21,2 „	30,1 „	20,9 „	34,5 „
4	21 „	30 „	21 „	35 „
5	21,1 „	30 „	21 „	35,1 „
6	21,3 „	30,2 „	—	—
Länge im Durchschnitt	21,1 „	29,9 „	21 „	34,7 „

Am 18./I. 1914 haben wir einer größeren *Dixippus*-Kultur 20 annähernd gleich lange, junge Larven entnommen; 15 von ihnen wurde am Metathorax ein Fadenring angebracht, die übrigen 5 Individuen dienten als Kontrolltiere. Am 2. Tage vom Beginn des Versuchs gingen 2 Versuchstiere ein, wahrscheinlich deswegen, weil der Fadenring an ihnen zu stark zugeschnürt war. Die 13 zurückgebliebenen Individuen lebten weiter ganz wohl, bis zur Zeit, in der sie die Häutung durchmachen sollten. Während der Häutung, die sowohl bei den Versuchs- wie auch bei den Kontrolltieren fast gleichzeitig, zwischen dem 13. und 15./II. stattgefunden hat, gingen weitere 7 Versuchstiere ein und somit blieben jetzt nur noch

6 am Leben. Diesen 6 Individuen, die während der Häutung den Chitinpanzer samt Fadenring abgeworfen haben, wurde kurz hernach ein neuer Ring am Metathorax angelegt und ihre Zucht weiter bis zum 9./III. fortgeführt. Die Experimentdauer beträgt also im ganzen 50 Tage, während der alle Tiere nur eine Häutung durchgemacht haben. Tabelle I, auf der nur die 6 zurückgebliebenen Individuen eingetragen sind, gibt uns über das Ergebnis des Versuchs einen näheren Aufschluss. Aus ihr ist zu ersehen, dass die Längeschwankungen der Versuchs- und Kontrolltiere am Anfange des Experiments sehr gering waren und bei den ersteren 0,4 mm, bei den letzteren 0,3 mm betrugen. Die Versuchstiere hatten im Durchschnitte eine Länge von 21,1 mm, die Kontrolltiere eine von 21 mm. Am Ende des Experiments erscheinen die Längeschwankungen im allgemeinen etwas größer, indem sie bei den Versuchstieren 0,7 mm, bei den Kontrolltieren 0,9 mm betragen. Die Versuchstiere zeigen jetzt im Durchschnitte eine Länge von 29,9 mm, die Kontrolltiere weisen durchschnittlich eine Länge von 34,7 mm auf. Der Zuwachs der Körperlänge beträgt somit für die Versuchstiere 8,9 mm, für die Kontrolltiere 13,3 mm. Wir sehen also daraus, dass das Längenwachstum der Versuchstiere im Vergleich mit diesem der Kontrolltiere teilweise gehemmt wurde, indem die Körperlänge der ersteren um 14% von dieser der letzteren kürzer ist. Diese teilweise Hemmung scheint uns aber eben deswegen interessant zu sein, weil sie dafür spricht, dass das Längenwachstum unserer Tiere nicht vollkommen von dem Dickenwachstum des Metathorax, an dem der Fadenring angebracht war, abhängig ist und von ihm korrelativ bedingt wird. Wenn dies nämlich der Fall wäre, so würde die Körperlänge der Versuchstiere, bei denen das Dickenwachstum des Metathorax durch den Fadenring gehemmt wurde, überhaupt nicht zunehmen können. Ist dies aber nicht der Fall, wie eben bei unseren Versuchstieren, so muss angenommen werden, dass das Längenwachstum in bezug auf das Dickenwachstum des Metathorax eine gewisse Autonomie besitzt. Der Umstand aber, dass auch eine gewisse Hemmung des Längenwachstums stattgefunden hat, beweist andererseits das Bestehen einer gewissen Korrelation, zwischen diesem und dem Dickenwachstum des Metathorax, worauf kurz vorher hingewiesen wurde. Es ist nun jetzt möglich, sich näher darüber zu unterrichten; inwiefern das Längenwachstum des sämtlichen Körpers von dem Dickenwachstum des Metathorax selbständig verläuft und inwiefern es von dem letzteren abhängig ist, wie groß die Korrelation und wie groß die Autonomie ist. Darüber gibt uns Aufschluss eine einfache Berechnung. Angenommen, dass der Zuwachs der Kontrolltiere 100 beträgt, können wir aus der Gleichung

$$13 \cdot 3 : 8 \cdot 9 = 100 : x$$

in der uns die Zahl 13·3 den absoluten Zuwachs der Kontrolltiere

und die Zahl 8·9 den absoluten Zuwachs der Versuchstiere darstellt, die Größe der Autonomie (x) berechnen. Diese (x) beträgt 67%; der Rest, der zu 100 fällt = 33%, dieser stellt uns die Größe der Korrelation dar. Die Autonomie verbleibt also zu der Korrelation in einem Größenverhältnis, wie 67 : 33 oder wie 2 : 1.

k *v* v_1

Fig. 1. Versuchs- und Kontrolltiere, bei derselben Vergrößerung wiedergegeben, dem Versuche: Tabelle I zugehörend, am Ende des Experiments. *k* — zwei Kontrolltiere, *v* und v_1 — zwei Versuchstiere, an denen die Fadenringe zu sehen sind.

Nun möchten wir auf eine gewisse Ungenauigkeit hinweisen, die möglicherweise unserem Experimente anhaften könnte. Wie nämlich aus seiner Schilderung hervorgeht, besaßen die Versuchstiere den Fadenring am Leibe nicht genau während der ganzen Experimentdauer, da sie ihn bei der Häutung samt dem Chitinpanzer vom Körper abstreiften. Das Anbringen des neuen Ringes hat bei verschiedenen Tieren eine verschieden lange Weile (2—5 Stunden) nach vollzogener Häutung stattgefunden. Obwohl diese Frist nun im ganzen kurz war, verblieben die Versuchstiere doch über eine gewisse Zeit ohne den Fadenring, während der das Dickenwachstum des Metathorax nicht gehemmt war und das Längenwachstum günstig beeinflussen könnte. Um diese Ungenauigkeit zu beseitigen, versuchten wir nun anderen Experimenten eine exaktere Form zu geben. Da nun aber die Häutung ohne Abwurf des Fadenringes unmöglich ist und ihr Ausbleiben den Tod des Tieres verursacht, mussten sich diese Experimente auf eine kürzere Dauer wie bei unserem ersten Versuche und zwar nur auf die Zeit zwischen zwei Häutungen erstrecken. Bei solchen Experimenten war nun die genannte Ungenauigkeit beseitigt, dafür aber ihre Dauer kürzer. Um bei diesen Versuchen die Möglichkeit anderer Fehler, die sich aus dem verschiedenen Tempo des Wachstums, zwischen zwei Häutungen, ergeben könnten, im voraus auszuschließen, wurden

zu ihnen gleich oder fast gleich lange Tiere gebraucht, die gleichzeitig eine Häutung eben überstanden haben. Da nun aber die Beschaffung so eines Materials, auch wenn man über eine größere Kultur der *Dixippus* verfügt, nicht leicht ist und auf große Schwierigkeiten stößt, indem die Häutungen gleich langer Tiere auch nicht ganz gleichzeitig stattfinden, konnten überhaupt nur wenige Tiere angetroffen werden, die allen erwähnten Bedingungen entsprachen. Dieser Umstand möge nun erklären, warum in den folgenden Experimenten, zu deren Schilderungen ich übergehe, nur ganz wenige Tiere gebraucht wurden.

Tabelle II.

	Nummer	Länge der Versuchstiere		Länge der Kontrolltiere	
		Am Anfange des Experiments	Am Ende des Experiments	Am Anfange des Experiments	Am Ende des Experiments
Versuch A	1	25 mm	27 mm	25 mm	28 mm
Versuch B	2	25,8 „	26,8 „	25,8 „	27,2 „
Versuch C	3	20,9 „	22,8 „	20,9 „	23,9 „
	4	21 „	23 „	21,1 „	23,9 „
Länge im Durchschnitt	für Versuch C	20,9 „	22,9 „	21 „	23,9 „

Versuch A. Tabelle II: Zwei gleich große Tiere, die eben gleichzeitig die Häutung überstanden haben, werden auf ihre Länge gemessen und an einem von ihnen am Metathorax ein Fadenring angebracht. Die Experimentdauer betrug 15 Tage (vom 24./I. bis zum 8./II.). Die Längen beider Tiere am Anfange und am Ende des Experiments sind auf Tabelle II eingetragen. Der Längenzuwachs des Versuchstieres beträgt 2 mm, dieser des Kontrolltieres 3 mm. Aus der Gleichung $3 : 2 = 100 : x$ ergibt sich die Größe der Autonomie $= 67\,\%$. $100 - 67 = 33$, dies ist die Größe der Korrelation. Das Resultat dieses Versuches, bei dem die vorher genannte Ungenauigkeit nicht mehr in Betracht kommt, stimmt vollkommen mit dem Ergebnisse unseres früheren Experiments überein, indem auch hier das Größenverhältnis zwischen Wachstumsautonomie und Wachstumskorrelation dasselbe ist, 2 : 1. Dies würde wohl dafür sprechen, dass mit der erwähnten Ungenauigkeit auch bei unserem ersten Versuche wenig zu rechnen ist.

Versuch B. Tabelle II: Zwei gleichgroße Tiere, die eben die Häutung gleichzeitig durchgemacht haben, wurden auf ihre Länge gemessen und an einem von ihnen am Metathorax ein Fadenring angelegt. Die Dauer des Versuchs beträgt 10 Tage (vom 11./II. bis zum 21./II.). Die Längen der Tiere am Anfange und am Ende

des Experiments sind auf Tabelle II angegeben. Der Längenzuwachs des Versuchstieres beträgt 1 mm, dieser des Kontrolltieres 1,4 mm. Aus einer ähnlichen Berechnung wie im Versuch A ergibt sich die Größe der Wachstumsautonomie = 71 % und die Größe der Wachstumskorrelation = 29 %. Das Größenverhältnis der Wachstumsautonomie zur Wachstumskorrelation = 2,4 : 1. Dieses Verhältnis ist von demjenigen in unseren zwei früheren Versuchen etwas verschieden, die Differenz scheint mir aber ziemlich gering zu sein, da sie im ganzen nur 4 % beträgt.

Versuch C. Tabelle II: Vier fast gleichgroße Tiere wurden sofort nach dem Ablaufe der Häutung zum Versuch verwendet. An zweien von ihnen haben wir den Fadenring am Metathorax angebracht, die zwei anderen dienten als Kontrolltiere. Ihre Längen am Anfange und am Ende des Experiments sind auf Tabelle II abzulesen. Der Längenzuwachs der Kontrolltiere beträgt im Durchschnitte 2,9 mm, dieser der Versuchstiere durchschnittlich 2 mm. Aus der erwähnten Berechnung ergibt sich die Größe der Wachstumsautonomie = 69 % und die Größe der Wachstumskorrelation = 31 %. Das Größenverhältnis beider 2,2 : 1.

Wenn wir nun die Ergebnisse aller unserer Experimente vergleichen, so erscheint uns das Größenverhältnis zwischen der Wachstumsautonomie und der Wachstumskorrelation als ziemlich konstant, indem die Verhältnisdifferenzen, die aus unseren Versuchen resultieren, im ganzen 4 % nicht überschreiten. Dies würde nun dafür sprechen, dass der Effekt unserer Experimente der Wirklichkeit nahe kommt.

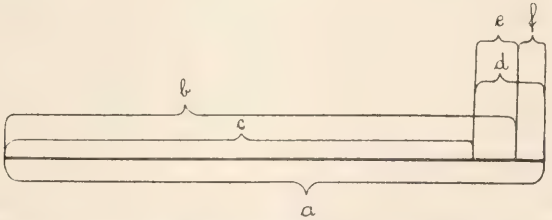


Fig. 2. Graphische Darstellung des Versuchs C: Tabelle II. *a* — Länge (im Durchschnitte) der Kontrolltiere am Ende des Experiments, *b* — Länge (im Durchschnitte) der Versuchstiere am Ende des Experiments, *c* — Länge (im Durchschnitte) der Kontroll- und Versuchstiere am Anfange des Experiments, *d* — Längezuwachs der Kontrolltiere, *e* — Längezuwachs der Versuchstiere, *f* — Größendifferenz zwischen dem Längezuwachs der Kontroll- und Versuchstiere.

Einer besseren Übersicht wegen könnten unsere Versuche auch graphisch dargestellt werden. Beispielsweise haben wir dies für den Versuch C getan: Textfig. 2. Die Länge der einzelnen Abschnitte ist hier in vierfacher Vergrößerung wiedergegeben. Über die Bedeutung der einzelnen Abschnitte unterrichtet uns die Erläuterung, die dieser Textfigur beigegeben ist.

4. Kritisches.

Zuletzt möchte ich noch auf einige Mängel hinweisen, die unseren Versuchen anhaften und an denen teilweise der Experimentator und teilweise das Versuchsmaterial schuld ist. Ein Faktor, der den Erfolg des Experimentes sehr ungünstig beeinflussen kann, ist uns in den individuellen Verschiedenheiten (individuelle Schwankungen des Wachstumstempo, individuelle Schwankungen des Größenverhältnisses der Wachstumsautonomie und Wachstumskorrelation u. a.), die den Versuchstieren zukommen, gegeben; mit diesem Faktor ist bei Experimenten nie genug zu rechnen und sein event. schädlicher Einfluss kann nun, wie bekannt, dadurch größtenteils beseitigt werden, dass man womöglich viele Versuche anstellt und zu jedem womöglich viele Tiere verwendet. Dadurch werden Durchschnittswerte erhalten, die der Wirklichkeit sehr nahe kommen können. Inwiefern nun in dieser Hinsicht unsere Versuche Mängel aufweisen, sind sie für die Lösung unserer Frage, die sich mit dem Nachweise von Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien befasst, wenig gefährlich, denn sie können durch weitere und zahlreichere Experimente beseitigt werden. Viel schwieriger, wenn überhaupt nicht zu überwinden, sind die Mängel, die sich aus dem Versuchsmateriale ergeben. Die Häutungen, bei denen, wie gesagt, ein großer Teil der Versuchstiere eingeht, würden uns kaum erlauben, bei Insekten und anderen Tieren, welche sich in dieser Beziehung ähnlich verhalten, die ganze Wachstumsperiode, während der mehrere Häutungen stattfinden, auf die aufgestellte Frage mittelst unserem Verfahren zu analysieren. Dieser Umstand möge nun rechtfertigen, warum unsere Experimente nicht die ganze und nur größere oder kleinere Fragmente der Wachstumsperiode umfassen. Bei anderen Tieren (Tunicaten, Mollusken), bei denen diese schädlichen Faktoren fehlen, wird es wohl möglich sein, die ganze oder jedenfalls einen viel größeren Teil der Wachstumsperiode auf unsere Weise zu analysieren.

Es könnte nun noch gefragt werden, ob die Deutung, die wir der Reaktion unserer Versuchstiere gegeben haben, richtig ist; ob nämlich die teilweise Hemmung des Längenwachstums nur durch die Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax, oder doch noch durch andere Faktoren verursacht wird. Man könnte vermuten und vielleicht einwenden, dass die Hemmung des Längenwachstums durch die abgeschwächte Ernährung und Assimilation, durch die schädliche Beeinflussung des Nervensystems, durch die teilweise Störung des Blutkreislaufes oder anderer physiologischer Vorgänge, die alle auf den Druck des Fadenrings zurückzuführen sind, bedingt wird, und nicht ihre Ursache allein in der Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax hat. Alle diese Einwände könnten nun insoferne richtig sein, dass sie darauf hinweisen würden, dass man das Phä-

nomen der Wachstumshemmung allseitiger analysieren kann, als dies unsererseits getan wurde, sie würden aber unserer Deutung in nichts widersprechen. Sie würden nur dies hervorheben, dass durch die Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax (durch den Fadenring) eine Reihe von physiologischen Vorgängen sehr wahrscheinlich teilweise gestört wird, worin die Ursache der Hemmung des Längenwachstums gegeben ist. Sie würden einen Aufschluss über die Qualität der Korrelation, die zwischen dem Längenwachstum und dem Dickenwachstum des Metathorax besteht, fordern, während wir uns zum Ziel unserer Untersuchungen nur die Bestimmung ihrer Quantität machten, die eben in unseren Versuchen vorliegt. Wir glauben nun auf Grund dieser Überlegung unsere Deutung als richtig ansehen zu können, indem wir in der Hemmung des Dickenwachstums am Metathorax, die Grundursache aller Veränderungen, die an unseren Versuchstieren nachzuweisen wären, also auch der teilweisen Hemmung des Längenwachstums erblicken.

Das Material, an welchem ich diese Versuche anstellte, entstammt dem Insektorium am Zoologischen Garten in Berlin; die Versuche selbst wurden im Anatomisch-Biologischen Institut an der Universität Berlin vorgenommen. Ich nehme mir nun die Freiheit, Allen, deren Beistand und freundliches Entgegenkommen mir das Unternehmen dieser Versuche ermöglichten, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen: Der Hochlöblichen Akademie der Wissenschaften in Krakau und den Herren Direktor des Anatomisch-Biologischen Instituts Geheimrat Prof. Dr. Oskar Hertwig, Prof. Dr. Heinrich Poll, Priv.-Dozent Dr. Richard Weissenberg, Direktor des Zoologischen Gartens Prof. Dr. Ludwig Heck, Kustos dieser Anstalt Dr. Oskar Heimroth.

Paris, im Juni 1914.

Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

Von Dr. Otto Dickel, Augsburg.

I. Vorbemerkungen.

Durch die Untersuchungen der Neuzeit, namentlich durch die Versuche von Bresslau (1908a, 1908b), die Untersuchungen über die Spermatogenese der Bienen von Meves (1904, 1907), Mark and Copeland (1906) und Doncaster (1906, 1907b), vor allem aber durch die zytologischen Befunde Nachtsheim's (1912, 1913) am Bienenei selbst, ist für die Wissenschaft mit aller wünschenswerten Klarheit der Nachweis erbracht worden, dass die fehlerfreie, normale, begattete Königin in Drohnenzellen unbefruchtete Eier

absetzt. Anders ausgedrückt: In der ungestörten Bienenkolonie entwickeln sich die Drohnen aus unbefruchteten Eiern. Aus diesen Befunden wurde geschlossen, dass die Dzierzon'sche Lehre: Durch Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung wird das weibliche resp. männliche Geschlecht bestimmt, zu recht besteht.

Nun sind schon früher aus den Reihen überzeugter Anhänger dieser Lehre Stimmen laut geworden, die die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugeben. Diese Stimmen mehren sich. Ich erwähne nur beiläufig, dass sich der englische Hymenopterologe Cameron (1890) ganz entschieden auf diesen Standpunkt stellt, dass Cuénot (1909) auf Grund von Vererbungserscheinungen bei Kreuzungen der französischen und italienischen Rasse zu der gleichen Anschauung gezwungen ist, führe aber als Beleg Äußerungen einiger älterer und jüngerer deutscher Autoren an, deren Zahl sich beträchtlich vermehren ließe. Leuckart (1854): „Dass die Bieneneier, wenn sie unbefruchtet bleiben, Drohnen, und zwar ausschließlich Drohnen produzieren, ist eine erwiesene Tatsache, über die ich kein Wort weiter verlieren will. Aber daraus folgt nun keineswegs, dass die Drohnen, wie man wohl behauptet hat, auch ebenso ausschließlich aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln. Wissen wir doch, dass derselbe Effekt gar häufig als Resultat aus sehr differierenden Faktoren hervorgeht. Goldschmidt (1911): „So ist zwar bis jetzt kein wirklicher Beweis gegen die Dzierzon'sche Lehre von der Geschlechtsbestimmung bei der Biene erbracht, trotzdem spricht manches dafür, dass vielleicht doch auch aus befruchteten Eiern Drohnen entstehen können." Schleip (1913): „So kann denn die Dzierzon'sche Regel wahrscheinlich auf alle staatenbildenden Hymenopteren ausgedehnt werden, wobei wir uns aber immer bewusst bleiben müssen, dass eine ausnahmsweise Entstehung eines Männchens aus einem befruchteten Ei . . . nicht mit vollständiger Sicherheit ausgeschlossen werden kann." R. Hertwig (1912): „Ob sich in manchen Fällen aus befruchteten Eiern der Bienen auch einmal Drohnen entwickeln können, wie man aus einigen Vererbungserscheinungen erschlossen hat, lasse ich dahingestellt." Armbruster (1913): „Man hat vor allem z. B. den Vorteil, dass man das ausnahmsweise Entstehen von Männchen aus befruchteten Eiern leichter sich vorstellen kann . . . Denn die beobachtete Vererbung von Drohneneigenschaften auf junge Drohnenbrut in einem Bienenstock und manche Resultate biologischer Experimente lassen es ratsam erscheinen, diese Möglichkeit offen zu lassen."

Die Honigbiene ist trotz dieser vorsichtigen Einschränkung noch immer das Schulbeispiel syngamer Geschlechtsbestimmung (diplo-progam). Die auf Grund biologischer und zytologischer Beobachtungen aufgestellten theoretischen Auffassungen könnten sich

auch nicht besser ergänzen wie hier. Denn: Erstens, unbefruchtete Eiern entwickeln sich nachweislich zu Männchen, weil sie nur die halbe Chromosomenzahl, oder vielleicht besser nur ein Chromosomensortiment besitzen; zweitens, die befruchteten Eier entwickeln sich zu Weibchen, weil das mit dem Sperma eindringende zweite Chromosomensortiment den weibchenbestimmenden Faktor enthält. Damit ist aber zugleich ausgesprochen, dass befruchtete Eier sich normaliter niemals zu Männchen entwickeln können.

Der erste Satz darf Anspruch auf unbedingte Gültigkeit machen. Eine Ausnahme gibt es nicht. Es ist ganz unmöglich, dass sich ein unbefruchtetes Bienenei zu einer Arbeitsbiene oder Königin entwickelt. Aus den nach vielen Millionen zählenden Eiern, die von buckelbrütigen Königinnen oder eierlegenden Arbeitsbienen in Arbeiter oder Weiselzellen abgelegt worden sind, deren Aufzucht zu weiblichen Wesen von der Biene versucht wird unter Umständen, bei denen der gesamte physiologische Zustand des Volkes auf Heranbildung von Königinnen eingestellt ist, sind, wenn anders die Eier überhaupt entwickelungsfähig waren (wovon unten noch die Rede sein wird) stets nur Drohnen hervorgegangen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Satz 2. Dass hier wahrscheinlich Ausnahmen möglich sind, habe ich an der Hand obiger Zitate gezeigt. Es fragt sich nun, welche Stellung die Wissenschaft zu diesen Ausnahmen zu nehmen hat. Darf sie sich auf den Standpunkt Schleip's (1913) stellen? „Sollte ein solcher Fall wirklich nachgewiesen werden, so braucht darum die Theorie, dass bei diesen Tieren die Befruchtung bezw. die Chromosomenzahl über das Geschlecht entscheidet, nicht falsch zu sein. Ein Ei könnte befruchtet sein, aber der väterliche Kernanteil aus irgendeinem Grunde nicht funktionsfähig sein, so dass in Wirklichkeit doch nur die halbe Chromosomenzahl vorhanden ist."

Solange es sich um ganz außerordentlich seltene, fast nie beobachtete Ausnahmefälle handelt, mag diese Hypothese nicht ganz ungerechtfertigt sein, obwohl sie mit der zytologisch sicher feststehenden Tatsache in Widerspruch steht, das bei der Biene nur gleichwertige Spermatozoen gebildet werden, und obwohl sich nicht leugnen lässt, dass im Streben, eine Theorie zu stützen, der Natur Zwang angetan wird. Anders aber, wenn nachgewiesen wird, dass das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern keine seltene Ausnahme, sondern zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Zuständen die Regel bildet, die an experimentell herbeigeführten außergewöhnlichen Stockzuständen jederzeit nachgeprüft und studiert werden kann. Da in allen diesen Fällen der Schleip'sche Erklärungsversuch nicht anwendbar ist, muss der Schluss gezogen werden: Die Befruchtung spielt bei der Geschlechtsbestimmung eine sehr wichtige Rolle. Der ausschlaggebende Faktor

aber ist sie nicht. Oder anders: Die Parthenogenese besitzt für das Sexualitätsproblem nicht die Bedeutung, die ihr vielfach zugeschrieben wird. Die Dzierzon'sche Theorie ist falsch.

Der Nachweis für die Richtigkeit der Voraussetzung meines Schlusses wird einen Teil meiner Abhandlung bilden. Meine Darlegungen werden der Auffassung einer syngamen Geschlechtsbestimmung bei der Biene, bei der sie ja als am gesichertsten gilt, den Boden vollständig entziehen. Ebenso haltlos wird eine diploprogame Auffassung sein. Die Lehre von der progamen Geschlechtsbestimmungsweise hat durch die Untersuchungen Shearer's (1911) einen starken Stoß erlitten. Er behauptet, dass bei *Dinophilus*, auf dessen Oogenese sie aufgebaut ist, das Sperma in den Eierstock eindringt und die jungen Ovogonien befruchtet. Bei der Vermehrung der Ovogonien und dem verschiedenartigen Verhalten des Sperma- und Eikerns bei der Teilung resultieren schließlich große, d. i. befruchtete, und kleine, d. i. unbefruchtete Eier, welch letztere Männchen liefern. Bewahrheiten sich Shearer's Angaben, dann ist das jetzt schon sehr rissige Fundament jener Auffassung vollkommen zerstört.

Im Gegensatze hierzu werden meine Darlegungen die verachtete epigame Geschlechtsbestimmungsweise, die ja neuerdings durch verschiedene Autoren, die in der Theorie ein wertvolles wissenschaftliches Hilfsmittel, nicht aber ein Dogma sehen, stark gestützt wird, in den Vordergrund des Interesses rücken helfen.

Eine eingehende Prüfung unserer Frage erscheint somit schon aus prinzipiellen Erwägungen wünschenswert. Sie wird aber zur dringenden Notwendigkeit, weil trotz entgegenstehender, schwerwiegender Bedenken neuerdings wiederholt der Versuch gemacht worden ist, die Dzierzon'sche Lehre auch auf andere Hymenopteren, ja sogar auf die Ameisen und Solitären zu übertragen.

Durch meine einleitenden Bemerkungen habe ich gezeigt, dass das Problem der Geschlechtsbestimmung bei der Biene kein einheitliches ist, dass vielmehr ein Doppelproblem vorliegt, dessen einer Teil lautet: Warum entstehen aus unbefruchteten Eiern stets Drohnen, dessen zweiter Teil heisst: Unter welchen Bedingungen entwickeln sich aus befruchteten Eiern Männchen? Die Erörterung des ersten Teilproblems muss vorläufig ganz ausscheiden. Der Untersuchung des zweiten aber lege ich folgende Fragestellung zugrunde:

1. Können Drohnen aus befruchteten Eiern entstehen?
2. Wenn ja, was bedingt die Entwickelung in männlicher resp. weiblicher Richtung? Diesen Fragen sollen sich anschließen:
3. Ist die Dzierzon'sche Theorie auch auf weitere Hymenopterengruppen anwendbar?
4. Einige zytologische Betrachtungen.

II. Dzierzon-Dickel.

Bevor ich zur Besprechung meines engeren Themas übergehe, scheint es mir wünschenswert, einige kurze historische Bemerkungen einzuflechten, die manche zum Teil recht unerquickliche Erscheinung im Kampfe hie Dzierzon — hie Dickel verständlich machen werden. Ich habe dazu um so größere Veranlassung, als die Darstellungen der Dickel'schen Lehre von seiten einiger Autoren sehr stark von gegnerischer Seite beeinflusst erscheinen und daher, ganz unbewusst, kein genügend objektives Bild der Sachlage geben. Um dem Verdacht, ich könnte in den entgegengesetzten Fehler verfallen und etwa gar aus verwandtschaftlichen Gründen pro domo reden, von vornherein den Boden zu entziehen, bemerke ich, dass ich seit dem Jahre 1904 mit meinem Vater weder brieflichen noch mündlichen Gedankenaustausch über seine Theorie gepflogen habe. Erst in den letzten Wochen, nachdem meine Arbeit in der Hauptsache fertiggestellt war, habe ich eine Korrespondenz wieder aufgenommen, um seine Hilfe bei der zum Teil sehr schwer zu beschaffenden, weil in verschiedenen Bienenzeitungen zerstreuten Literatur in Anspruch zu nehmen. Eine Beeinflussung durch meinen Vater oder gar ein Schönfärben ist daher ganz ausgeschlossen. Meine Mitteilungen sind vielmehr das Resultat einer sehr kritischen Sichtung der verwirrenden Fülle von Wertvollem und Wertlosem, von Tatsächlichem und Hypothetischem, gestützt auf genaue Kenntnis der meisten Versuche aus eigener Anschauung, auf eigene umfangreiche Beobachtungen und Versuche.

Über die Entstehung der Drohnen im Bienenstock herrschten bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts recht wunderliche Anschauungen. Erst dem „Altmeister" der Bienenzucht, Pfarrer Dzierzon, der seiner Entdeckung wegen zum Ehrendoktor ernannt wurde, gelang es Klarheit zu schaffen. Grundlegend war der sichere Nachweis, dass sowohl Arbeitsbiene wie unbegattete Königin unter gewissen Umständen zur Eiablage schreiten und dass sich aus diesen sicher unbefruchteten Eiern stets Drohnen entwickeln. Hieraus folgerte er, dass die Bienenmännchen sich überhaupt nur aus unbefruchteten Eiern entwickeln, dass also die Befruchtung das Geschlecht bestimme, bei den Bienen danach weibchenbestimmend wirke. Die normal begattete Königin lege zweierlei Eier, befruchtete, aus denen sich Arbeitsbienen und Königinnen und unbefruchtete, aus denen sich Drohnen entwickelten. Ausnahmen von dieser Regel ließ er nicht gelten, weder nach der einen, noch nach der anderen Richtung hin. Für ihn war die geschlechtsbestimmende Wirkung der Befruchtung ein ehernes Naturgesetz, das keine Ausnahmen zuließ. Wurden ihm Beispiele entgegengehalten, in denen z. B. Drohnen in Arbeiterzellen entstanden, so half er sich mit den vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus unhaltbaren An-

schauungen, die Königin habe sich geirrt oder sie wisse, dass die Ablage von Drohneneiern zu gewissen Zeiten zwecklos, ja schädlich sei.

Um so mehr Interesse verdient die wenig bekannte Tatsache, dass Dzierzon an seiner eigenen Lehre irre wurde und erst durch den Einfluss seiner Freunde, namentlich von Berlepsch's für seine Theorie zurückgewonnen wurde. Ein Zitat mag das belegen, das ich von Siebold (1856) entnehme: „Ich darf es nicht unerwähnt lassen, dass Dzierzon, nachdem von den verschiedensten Seiten alle möglichen, erdenklichen Einwendungen gemacht wurden, selbst die vollständige Haltbarkeit seiner Theorie zu bezweifeln anfing." Eine ähnliche Bemerkung Leuckart's veröffentlichte v. Buttel-Reepen im Biol. Centralbl. 1893, p. 353.

Allgemein verbreitet ist der Irrtum, Dzierzon sei Anhänger oder gar Mitbegründer der Parthenogenese im wissenschaftlichen Sinne, d. h. im Sinne einer spontanen Eientwickelung gewesen. Diese Vorstellung hat er im Gegenteil stets bekämpft. Einige Äußerungen mögen das beweisen: „Ich selbst hatte von jeher die Vermutung, dass auf die Eier der jungfräulichen Königin wenigstens die Flüssigkeit der sonst leeren Samentasche Einfluss übe, damit sie sich entwickeln" (Bienenz. Bd. XLIX, Nr. 7). Oder: „Mir könnte man noch manches Neue sagen, mir ist noch manches nicht klar, und ich wäre dem zu Dank verpflichtet, der mir meine Zweifel lösen könnte. So bin ich über die Bedingungen, unter welchen sich ein Bienenei zum Männchen, zur Drohne entwickelt, immer noch nicht im klaren. Dass es der Samenfäden dazu nicht bedarf, ist sonnenklar, da auch die unbegattete Königin Drohnen zu erzeugen vermag; dass diese aber, da sie Arbeitsbienen zu erzeugen strebt, den Inhalt ihrer Samentasche, die darin abgesonderte Flüssigkeit auf die Eier wirken lässt, ist sicher anzunehmen." Die Folge dieser Anschauungen war ein Konflikt mit v. Buttel-Reepen, der einen bisweilen unnötig scharfen Kampf zeitigte.

Ich wende mich zu Dzierzon's hartnäckigsten Gegner. Eine Reihe von Beobachtungen, die meinem Vater in der Praxis unterlaufen waren, gaben ihm Veranlassung, an der Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre zu zweifeln. Um sich Klarheit zu verschaffen, begann er in den Jahren 1897 und 1898 seine geradezu zahllosen Versuche. Die unausgesetzten Störungen fast aller seiner Völker — die größten und stärksten waren ihm für seine Untersuchungen gerade gut genug — vertrugen sich schlecht mit einem rationellen Betrieb. Sehr zum Leidwesen der Familie, die den gefüllten Honigtöpfen ein viel größeres Interesse entgegenbrachte als aller Theorie. In diesen Jahren war mein Vater täglich mit Sonnenaufgang am Bienenstand, übertrug Eier und Larven, setzte Völker auf Drohnenbau, entweiselte seine besten Kolonien ebenso wie seine

schlechtesten, kurz experimentierte in der vielfältigsten Weise zu jeder freien Stunde. Ich erwähne das alles nur, weil von manchen Gegnern der Anschein erweckt wird, als ob er auf Grund von ein paar, obendrein oberflächlichen Versuchen ein phantastisches Hypothesengebäude errichtet hätte. Damit fügt man ihm bitteres Unrecht zu. Die „Theorie" Dickel ist das Ergebnis, nicht die Veranlassung von äußerst mühsamen, zeitraubenden Arbeiten an Bienenstande, die bewundernswerten Fleiß und Geduld ebenso voraussetzten, wie große Opferwilligkeit. Das sollten auch seine schärfsten Gegner anerkennen, um so mehr, als durch Bresslau (1908, a+b) nachgewiesen worden ist, dass an der Richtigkeit seiner Beobachtungen nicht gezweifelt werden kann, dass ein Teil seiner Versuche sogar der strengsten wissenschaftlichen Kritik standhält, ein anderer Teil bei der Nachprüfung bald die gleichen, bald widersprechenden Resultate lieferte, mit anderen Worten, dass zwar die Beobachtung des Einzelfalls richtig, die an sie geknüpften Folgerungen aber unzulässig sind.

Trotz der Bresslau'schen Feststellungen, die sich im wesentlichen auf vier Versuche beziehen, wurden die Dickel'schen Experimente in Bausch und Bogen verworfen und seine Anschauungen als völlig unhaltbares Phantasiegebilde hingestellt. Die Ursache hierfür liegt aber, wie bereits angedeutet, weniger in den Versuchen selbst, als in den an sie geknüpften Schlüssen, die weit über das Ziel hinausschossen, von denen die erste lautete: Alle von der befruchteten Königin abgelegten Eier, also auch die „Drohneneier" sind befruchtet, der zweite: Über die geschlechtliche Entwickelung dieser Eier entscheiden die Arbeitsbienen durch Zufuhr verschiedener Sekrete.

Die erste These setzte ihn in Widerspruch mit den Ergebnissen der Mikroskopie. Da er seine Anschauungen trotzdem nicht änderte, entspann sich ein lebhafter Kampf über das Wesen der von Petrunkewitsch (1901) beobachteten Strahlung. Während seine wissenschaftlichen Gegner darin übereinstimmten, dass sie als Spermastrahlung zu deuten sei, stellte Dickel die Behauptung auf, sie wäre die Folge der auf Arbeiterinnenbildung gerichteten sekretorischen Einflüsse. Infolge der verschiedenen Einwände war er gezwungen, seine Anschauung über die Wirkungsweise dieser Sekrete mehrfach zu ändern. Diese Modifikationen bezogen sich jedoch nur auf Zeit und Dauer ihrer Wirkung, nicht auf das Wesen der Sekrete selbst. Der von Petrunkewitsch erhobene, von Nachtsheim übernommene Vorwurf, er habe seine Theorie fortwährend geändert, ist in dieser Form nicht richtig. In allen wesentlichen Punkten ist sich Dickel gleichgeblieben und beharrt, soweit ich unterrichtet bin, auf seinem Standpunkte heute noch. Was er unter dem Zwange der mikroskopischen Ergebnisse abgeändert hat, ist nicht

von grundsätzlicher Bedeutung. Unter dem gleichen Zwange hat er eine Reihe von Hilfshypothesen aufgestellt, die mit den Erfahrungen der modernen Wissenschaft zu sehr im Widerspruch stehen, als dass sie ihre Beachtung hätten erwerben können. Diese oft ganz unhaltbaren Erklärungsversuche und die auf ihnen wieder aufgebauten Hypothesen verwischten den guten Kern seiner Theorie vollständig. Zu ihrer Aufstellung aber war er genötigt, weil er den Trugschluss aus seinen Experimenten gezogen hatte: auch die Drohneneier sind befruchtet, anstatt des richtigen: aus befruchteten Eiern können auch Drohnen entstehen und weil in der Hitze des sich an diese Folgerung knüpfenden Streites sich sowohl bei seinem Gegner als bei ihm selbst die Meinung ausbilde, seine Theorie stehe und falle mit dem Nachweis des Befruchtetseins der Drohneneier. Beide Parteien, darunter allerdings Weismann selbst, haben das Programm nicht eingehalten, das er in einem Briefe an Dickel aufstellte, der lautet[1]): „Mir ist besonders viel daran gelegen, dass die Frage ins Reine komme, ob die Drohneneier wirklich — wie Sie annehmen — regelmäßig befruchtet sind, ob das Gegenteil der Fall ist oder — was ja auch denkbar wäre — ob diese Eier bald befruchtet, bald unbefruchtet abgelegt werden. In keinem der drei Fälle folgt schon notwendig, dass die Befruchtung hier das Geschlecht bestimmt; der erste Fall schließt das aus, der zweite lässt es so aussehen, ohne aber beweisend zu sein, und der dritte spricht wieder dagegen. Die Frage, ob Befruchtung der männlichen Eier stattfinde, muss also zunächst ganz für sich entschieden werden, und das ist nur durch die mikroskopische Untersuchung möglich. Mag die Antwort ausfallen wie sie will, die weitere Frage: was bestimmt hier das Geschlecht, ist dann Ihre Sache, und Ihre bisherigen Versuche sprechen ja sehr für eine Bestimmung durch die Arbeiter. Mit dem Mikroskop kann man da kaum etwas zur Lösung beitragen“ (24. April 1900).

Nur die Verquickung beider Fragen trägt die Schuld an dem Wirrwarr und dem Streit, der zum Teil so hässliche und gehässige Formen angenommen hat. Wären beide Probleme unabhängig voneinander geprüft worden, so wäre schon vor mehr als 10 Jahren das Ergebnis gezeitigt worden, das ich hier niederlege.

Als ich 1901 von Ostasien zurückkehrte, war gerade Petrunkewitsch's (1901) Arbeit erschienen. Auf sie gestützt bezweifelte ich die Richtigkeit der Theorie meines Vaters. Nachdem ich aber mit seinen Experimenten aus eigener Anschauung bekannt und eine große Zahl derselben im gleichen und den folgenden Jahren,

1) Von dem Inhalt dieses Briefes erhielt ich erst kurz vor der Reinschrift meiner Arbeit Kenntnis. Die von mir in folgendem aufgestellten Anschauungen, die sich inhaltlich mit ihm decken, habe ich unabhängig davon, auf Grund des Studiums von Nachtheim's Arbeit gewonnen.

teils unter seiner Anleitung, teils selbständig ausgeführt hatte, darunter Experimente, bei denen Fehlerquellen vollständig ausgeschlossen sind, beging auch ich den verhängnisvollen Trugschluss. In meinen Anschauungen wurde ich durch meine Untersuchungen über die Keimblätterbildung bei der Biene bestärkt. Nach Petrunkewitsch (1903) sollen die Urgenitalzellen der Drohnen, die von einer begatteten Mutter abstammen, Abkömmlinge der kopulierten Richtungskörper sein. Aus diesen soll infolge rascher Vermehrung des „Richtungskopulationskerns" ein auffallender Komplex von besonders gelagerten und gearteten Zellen entstehen, die er als „Rz-Zellen" bezeichnet und die nach seinen Angaben nur im Drohnenei, nicht aber im befruchteten Ei nachzuweisen sind. Das ist aber, wie mir meine ersten Präparate zeigten, nicht der Fall. Die „Rz-Zellen" sind nichts anderes als Abkömmlinge der Dotterzellen, die sowohl im befruchteten wie unbefruchteten Eiern vorhanden sind. Ich habe das meinem Vater mitgeteilt und darauf hingewiesen, dass Petrunkewitsch einer Täuschung zum Opfer gefallen ist[2]).

2) Nachtsheim (1913) konnte meine Angaben voll bestätigen. Da ihm zugleich bekannt war, dass meine Arbeit stets, wenn auch unausgesprochen unter dem Gesichtspunkte der Geschlechtsbestimmungsfrage gestanden ist, so hätte er es mit vollem Recht als sehr auffallend bezeichnen können, dass ich in meiner Arbeit nicht ausdrücklich auf die Identität meines Zellsyncythiums und der „Rz-Zellen" hingewiesen habe. Er hätte mit dem gleichen Rechte nach den Gründen fragen können. Meiner Antwort hätte er dann entnehmen können, dass ich die Absicht hatte, Petrunkewitsch eine eigene Abhandlung zu widmen. Die Wertlosigkeit seiner zweiten Arbeit war ja durch das Mitgeteilte erwiesen. Für die Oberflächlichkeit seiner ersten besaß ich damals schon mehrere Beweise, die ich zu vermehren gedachte: 1. Mehrere Präparate, die Sperma selbst, ohne Strahlung zeigten. 2. Mehrere mit dem auffallenden Bild der Fig. 11 Nachtsheim's, die Petrunkewitsch weder schildert noch zeichnet. 3. Mehrere Präparate von Drohneneiern, in denen der weibliche Pronukleus auf die konkave Seite hinübergewandert ist. Mir waren diese Bilder der mangelnden Zwischenstadien wegen völlig rätselhaft. Vergeblich suchte ich bei Petrunkewitsch, der doch diese Entwickelungsvorgänge angeblich genau studiert hat, um Aufschluss. Er erwähnt diese Vorgänge überhaupt nicht. Darin ist zum Teil die Ursache meines Schweigens gelegen. Eingetretene äußere Umstände verhinderten später die Verwirklichung meiner Absicht. Der Schluss Nachtsheim's: „dass er sich seiner Feststellung gar nicht bewusst geworden ist", den ich übrigens gleich nach Kenntnisnahme brieflich berichtigt habe, ist daher nicht begründet.

Es sei mir gestattet, eine Bemerkung über das Schicksal des Zellsyncythiums einzuflechten. Auf Grund umfangreicher, 1904 nahezu abgeschlossener, aber infolge der oben erwähnten Umstände nicht veröffentlichten Arbeit kann ich mit Sicherheit sagen, dass sich aus ihm die Serosa entwickelt. Die gleiche Arbeit zeigt so interessante Verhältnisse, dass ein eingehendes Studium der späteren Entwickelungsvorgänge sehr empfehlenswert ist. Das um so mehr, als die Beschaffung von Material in lückenlosen Serien für den in der Bienenzucht Geübten nicht schwer ist. In dieser Hinsicht wurde ich seinerzeit von meinem Vater gut unterstützt und habe dabei seine präzisen Zeitangaben bestätigen können, ohne die einige Bilder leicht Verwirrung hätten hervorrufen können. Das stimmt schlecht mit den Angaben Nachtsheim's überein, die ich natürlich nicht zu beurteilen vermag. Ich kann

Meine Mitteilungen bestärkten meinen Vater in seinen Zweifeln am Werte der Freiburger Untersuchungsergebnisse. Ich glaube dadurch eine der Hauptursachen gegeben zu haben, zu seinem Verhalten, durch das er nachmals in eine so unhaltbare Lage gedrängt wurde, weil er die Petrunkewitsch gegenüber berechtigten, Nachtsheim gegenüber aber völlig haltlosen Hypothesen aufrecht erhielt. Für den Zoologen ist nach Nachtsheim's Untersuchungen jeder Zweifel an der Richtigkeit des Satzes ausgeschlossen: Die normalerweise in Drohnenzellen abgesetzten Eier sind unbefruchtet.

Ich werde mich im folgenden Kapitel auf die Schilderung von Erscheinungen beschränken, wie sie zum Teil im ungestörten Bienenstock zur Beobachtung kommen, zum Teil von durchaus einwandfreien Forschern unter Ausschluss aller Fehlerquellen und unter Kontrolle von einwandfreien Zeugen wiederholt ausgeführt worden sind, die aber mit der Annahme, dass Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern entstehen, unvereinbar sind.

III. Können Drohnen auch aus befruchteten Eiern entstehen?

1. Jeder erfahrene Bienenzüchter weiß, dass von Ende April ab und im Laufe der folgenden Wochen die Erzeugung von Drohnen kaum hintangehalten werden kann. Wo nur immer die Möglichkeit gegeben ist, versuchen die Bienen Drohnenzellen zu errichten. Dieser Trieb, dem auffallenderweise bei der Beurteilung mancher biologischer Fragen nicht die genügende Würdigung zuteil geworden ist, ist so stark, dass in jeder Lücke, die durch fehlerhaften Bau der Rahmen oder durch schadhaft gewordenes Wachs entstanden ist, ja in den Zwischenräumen zwischen den Waben, wenn diese nicht sorgfältig im richtigen Abstand aneinander gereiht worden sind ebenso wie an den Fenstern und Seitenwänden, wenn sie den Bau

nur meine Erfahrungen in dieser Hinsicht feststellen. Ebensowenig vermag ich zu entscheiden, ob mein Vater bei der Auswahl meines Materials besonders sorgfältig zu Werke gegangen ist, oder ob seine in 10 Jahren naturgemäß geschwächten Augen den Widerspruch erklären. Vor 10—15 Jahren, also zur Zeit seiner meisten und wichtigsten Experimente, war das noch nicht der Fall.

Eine Frage kann ich sicher entscheiden: Die von mir untersuchten (etwa 60—70) Eier von einer unbegatteten Königin entwickelten sich auffallend langsam. Mit 12—16, ja mit 20 Stunden, also in einem Alter, in dem das Blastoderm völlig ausgebildet sein sollte, zeigten sie noch Furchungsstadien, resp. das Heraustreten der Furchungskerne an die Peripherie. Dieses Material habe ich selbst in den Ferien in Darmstadt gesammelt. Da es von einer Mutter stammte, so ist zwar das Wirken eines Zufalls nicht ganz ausgeschlossen, aber doch sehr unwahrscheinlich. Nachtsheim schreibt: „Die Zahl der von Arbeiterinnen stammenden Eier, welche mir zur Verfügung standen, war nicht groß genug um diese Frage zu entscheiden. Immerhin muss ich es für unwahrscheinlich halten, dass der erwähnte Unterschied zwischen Arbeiter- und Königindrohneneiern besteht." Einen Grund gibt er nicht an. Ich bemerke dazu, dass die genaue Altersbestimmung von Arbeiterinnen unmöglich ist.

nicht richtig abschließen, nach kurzer Zeit Drohnenzellen angelegt worden sind. Bei den verschiedenen Bienenrassen ist dieser Trieb verschieden stark ausgebildet. Bei der Heidebiene z. B. in so hohem Maße, dass ein rationeller Betrieb häufig in Frage gestellt ist.

Fast ebenso regelmäßig werden um diese Zeit hochgewölbte und etwas erweiterte Zellen, die Drohnenlarven enthalten, mitten zwischen der lückenlosen, gedeckelten Arbeiterbrut gefunden. Sie erregen stets den Ärger des Imkers, und wenn sie in großer Zahl auftreten, wohl auch seine Besorgnis, die schon manchen Unerfahrenen veranlasst hat, die Königin als untauglich zu entfernen. Dzierzon und seine Anhänger erklären diese Erscheinung damit, dass sich die Königin bisweilen „irrt". Auch Petrunkewitsch und Nachtsheim akzeptieren diese recht sonderbare Interpretation logischerweise. Denn eine andere Erklärungsart ist von ihrem Standpunkt aus nicht möglich. Armbruster (1913) spricht von „Willkür". Mit dem gleichen oder, wie mir scheint, mit mehr Recht könnte Lenhossek's (1903) Hypothese von der geschlechtlichen Präformation hier zur Erklärung herangezogen werden. Es wäre nur die Hilfsannahme notwendig, dass zahlreiche Drohneneier von den Bienen wieder entfernt werden, einzelne aber übersehen werden. Die Entfernung von Eiern und Larven aus den verschiedensten, zum Teil bekannten, zum Teil unbekannten Ursachen ist ja eine gewöhnliche Erscheinung im Bienenleben.

Auf diese Auffassung komme ich an anderer Stelle zurück. Hier will ich die von mir kurz skizzierten Erscheinungen mit einigen besonders charakteristischen Beispielen belegen, wie sie uns in der Bienenliteratur häufig entgegentreten.

Der Lehrer der Bienenzucht Meyer, Gadernheim, berichtet über einen solchen Fall: Er besaß ein starkes Volk mit prächtiger Königin. Aus rationellen Gründen unterdrückte er, gegen seine sonstige Gewohnheit, jede Drohnenzellenanlage. Bis Mitte April gelang ihm das. Alle Waben zeigten lückenlosen Arbeiterbau mit entsprechender Brut. „Bei genauer Besichtigung zeigten sich in verschiedenen Ecken doch wieder Drohnenzellen, die schleunigst entfernt wurden." Schon nach einiger Zeit trat mitten in der Arbeiterbrut vereinzelte Drohnenbrut auf, die in den folgenden Tagen in so beunruhigendem Maße zunahm, dass er beschloss, die Königin zu töten. Mitleid mit dem prächtigen Tier ließ ihn aber von seinem Vorhaben absehen. Er hing vielmehr dem Volke zwei Drohnenwaben ein „in der Erwägung, dass einem richtigen Volk im Sommer auch Drohnenbrut gehört". Als er nach einiger Zeit das Volk wieder revidierte, waren beide Drohnenwaben mit regelrechter Drohnenbrut besetzt, während alle Arbeiterwaben wieder das ursprüngliche Bild, nämlich tadellos geschlossene Arbeiterbrut zeigten. Seine Freude darüber, dass er das für krank gehaltene Muttertier

nicht getötet hatte, war groß. Eine Erklärung dieser Erscheinung war ihm nicht möglich.

Um eine solche anzubahnen, seien folgende, ebenfalls der Praxis entnommene, also nicht experimentell herbeigeführte, Beispiele mitgeteilt.

C. Theilmann, ein amerikanischer Großbienenzüchter, machte im Jahre 1885, also sicher nicht beeinflusst durch die, erst 1898 aufgestellte Theorie Dickel die Beobachtung, dass königinlos gewordene Schwärme die Fähigkeit haben, aus dargereichter Arbeiterbrut die drei Bienenformen, Königinnen, Drohnen und Arbeitsbienen heranzuziehen. Später von ihm in fünf Fällen angestellte Versuche bestätigten die Richtigkeit seiner damaligen zufällig gemachten Beobachtungen.

W. Ditmar entnahm einem seiner Königinzuchtstöcke die Königin, die er gerade auf der letzten Wabe bei der Eiablage überraschte, um sie anderweitig zu verwerten. Nach einigen Tagen legten die Bienen über den, aus den Eiern hervorgegangenen Larven drei Weiselzellen und fünf Drohnenzellen an auf Kosten der benachbarten Arbeiterzellen. In diesen fünf Zellen entwickelten sich Drohnen, die er kurz nach dem Ausschlüpfen in einem Zustande, in dem sie noch flugunfähig waren, beobachtete. Die Möglichkeit, dass es sich um zugeflogene Drohnen aus einem fremden Volke handelte, ist somit ausgeschlossen. Es ist vielmehr sicher, dass sie sich aus Eiern entwickelt haben, die ursprünglich in Arbeiterzellen abgelegt waren, also unzweifelhaft befruchtet waren. Der Einwand, die Königin könne sich „geirrt" haben, wird in diesem Falle dadurch widerlegt, dass die Bienen jene Zellen nachträglich umformten.

Ähnliche Berichte, in denen mitgeteilt wird, dass über Eiern oder jungen Larven, die in Arbeiterzellen zur Entwickelung kamen, also sicher befruchtet waren, die drei Bienenformen nachträglich herangezogen wurden, wenn die Völker durch Zufall oder Ungeschick des Imkers weisellos geworden waren, finden sich in der Literatur häufig, vielfach mit, vielfach ohne angefügte Erklärungsversuche. In allen Fällen, die genauere Angaben enthalten, wird ausdrücklich betont, dass die entstandenen Drohnen nur befruchteten Eiern entstammen konnten. Die Möglichkeit, dass sie aus Eiern hervorgegangen sind, die nachträglich von eierlegenden Arbeitsbienen abgesetzt sein könnten, wird durch folgende Gründe treffend widerlegt: Nach den Erfahrungen der Bienenzüchter gilt allgemein die Regel, dass Arbeitsbienen erst dann zur Eiablage schreiten, wenn keine offene Brut, also keine Möglichkeit mehr vorhanden ist, Königinnen nachzuziehen. Ferner ermöglicht die Größe der Larven und namentlich der Augenblick ihrer Deckelung eine verhältnismäßig genaue Altersbestimmung, und als letzter und wich-

tigster Beweisgrund kann gelten, dass in keinem Fall frische Eier gefunden wurden, was doch ganz sicher der Fall sein müsste, wenn Legetiere vorhanden wären.

Lehrer Heck, ein sehr erfahrener Bienenzüchter und guter Beobachter, hat festgestellt, dass das Entstehen von Drohnen unter den geschilderten Verhältnissen nicht zu jeder Jahreszeit zu beobachten sei. Niemals aber bleibt es nach seinen Mitteilungen aus im zeitigen Frühjahr (März), also zu einer Zeit, zu der normalerweise Drohnen noch nicht vorhanden sind, und ganz besonders zahlreich dann, wenn man die von Arbeiterbrut besetzte Wabe halbkreisförmig zuschneidet. Die Drohnen entstehen dann nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend an den eingekürzten Rändern, wo eine Umwandlung der Arbeiterzellen in Drohnenzellen leichter möglich ist. Ich mache auch hier wieder darauf aufmerksam, dass die Bienen stets versuchen, über den zur Heranzucht von Männchen bestimmten Larven Drohnenzellen zu errichten.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass Dzierzon mit den von mir geschilderten biologischen Vorgängen wohlvertraut war und dass er sie als häufige Erscheinung kannte. So berichtet er selbst, dass „oft“ nach Entmutterung der Kolonie gegen die Regel mitten in der gedeckelten Arbeiterbrut auch hochgewölbte Drohnenzellen anzutreffen sind, gleichzeitig mit den Nachschaffungszellen für Königinnen (Bienenzeitung Bd. IX, 1853) [Ich mache auf das Datum aufmerksam sowie auf das obige Zitat von Siebolds (1856). Vielleicht haben gerade diese Erscheinungen ihn in seinen theoretischen Anschauungen wankend gemacht.]

Haben wir somit eine Reihe von Tatsachen kennen gelernt, die beweisen, dass Drohnen nicht unbedingt aus unbefruchteten Eiern entstehen müssen, vielmehr recht häufig auch aus befruchteten Eiern hervorgehen, so dürfen wir wohl ohne Gefahr eines Fehlschlusses die eingangs erwähnte biologische Erscheinung dahin deuten, dass sich die Königin bei ihrer Eiablage nicht „geirrt“ hat, dass vielmehr auch in diesen Fällen, die bald seltener, bald recht häufig vorkommen, aus befruchteten Eiern Drohnen hervorgegangen sind. In diesen Fällen löste nicht eingetretene Weisellosigkeit, sondern der Schwarmtrieb, der ja biologisch in gleicher Weise wirkt, den Anreiz aus. Der physiologische Zustand des Volkes, den der Imker als Drohnentriebigkeit bezeichnet, findet keine normale Ableitung. Der in der verschiedenen Zellengröße gegebene Regulator erweist sich als zu schwach. Nicht bei der Königin, sondern bei den Arbeitsbienen ist der „Irrtum“ zu suchen.

2. Die Fähigkeit der Arbeitsbienen, aus Arbeiterlarven Drohnen zu erziehen, ist für die Praxis von hohem Werte. Nach zerstreuten Mitteilungen in der Bienenliteratur, die aber keinen klaren Einblick gewähren, ist sie bei der Reinzucht der italienischen Bienen schon

verwandt worden. In größerem Umfange ist das durch Petillot bei einer anderen Bienenrasse geschehen. Seine Methode ist so interessant und für unser Problem so bedeutungsvoll, dass ich sie eingehend schildern will.

Petillot, der Vorstand des Bienenzüchtervereins Heiligenwald und Landsweiler (Rheinlande) beschloss mit seiner Imkergemeinde, die goldgelbe amerikanische Bienenrasse einzuführen, und sie inmitten seiner rein deutschen, also schwarzen Bienen rein weiterzuzüchten. Dass das möglich ist, weiß jeder erfahrene Imker. Voraussetzung ist naturgemäß das Vorhandensein einer möglichst großen Zahl reinrassiger Drohnen, im vorliegenden Fall also möglichst vieler amerikanischer und möglichst weniger deutscher Männchen. Petillot ließ sich einen Schwarm für einen recht erklecklichen Preis aus Amerika kommen, der anfangs Mai eintraf, aber während seiner Reise so stark dezimiert worden war, dass es fraglich erschien, ob er im Laufe des Jahres überhaupt noch Drohnen hervorbringen werde. Um trotzdem die genügende Zahl von Männchen zu erhalten, „okkulierten" sieben Bienenzüchter seiner Gemeinde ihre schwarzen, um diese Zeit schon drohnentriebigen Völker mit Arbeiterlarven der goldgelben Rasse. Nach Verlauf der entsprechenden Zeit bot sich der interessante Anblick, dass in den schwarzen Bienenkolonien goldgelbe Drohnen ein- und ausflogen. Ihre Zahl war zwar nicht allzugroß, aber sie genügte, um mit ebenfalls aus Arbeiterlarven nachgezogenen Königinnen noch im gleichen Jahre „über 50% Reinbefruchtung" zu erzielen.

Angesichts dieses wenig erschöpfenden Berichts habe ich mich an Herrn Petillot gewandt mit der Bitte um genauere Angaben über die von ihm angewandte Methode des „Okkulierens" und ihrer Erfolge. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Siebenzigjährigen meinen besten Dank für seine Bemühungen auch an dieser Stelle auszusprechen.

Er schreibt mir (15. April 1914): „Wir wählen ein Volk in möglichst schwarmreifem Zustand. Das ist Grundbedingung. Diesem werden alle gedeckelten Drohnen „geköpft", also vernichtet. Starke Larven in noch offenen Zellen werden ausgezogen und alle kleinen Drohnenlarven, deren Futterbrei noch schön weiß ist, werden mittels eines Pinsels sorgfältig ausgehoben und an ihre Stelle 1—2 Tage alte Bienenlarven sorgfältig auf den Futterbrei eingebettet. Selbstverständlich werden von der Drohnenwabe alle Bienen abgefegt, damit sie bei der Arbeit nicht stören. Nach 17 Tagen hatte ich bei meinem ersten Versuch 50% durchaus schöne, kräftige Drohnen, dem Ausschlüpfen nahe. Die benützten Larven waren durchschnittlich 2 Tage alt, dazu 3 Tage als Ei gibt $5 + 17 = 22$ Tage und mit 24 Tagen sind die Drohnen reif zum Ausschlüpfen. Fehlerquellen sind also absolut ausgeschlossen.

Als wir im Jahre 1910 zur Massenokkulierung übergingen, wählten wir schwarze Völker aus und okkulierten Arbeitsbienenlarven aus goldgelben amerikanischen Völkern. In 3—4 Wochen wimmelten die schwarzen Völker von schönen goldgelben Drohnen. Auch die schärfsten Gegner bekehrten sich, als sie dies Schauspiel sahen. Meine jahrelangen Vermutungen haben sich aber bestätigt, denn alle gelben Drohnen haben schwarze Hinterleibsspitzen, was bei den im amerikanischen Volke erzogenen, also von gelben Bienen gepflegten nicht der Fall war. Entweiselung ist nicht notwendig. Bei weisellosen Völkern ist aber das Resultat besser. Bis 90 %."

Haben die von mir oben angeführten Tatsachen schon zur Genüge bewiesen, dass aus befruchteten Eiern sowohl Männchen als Weibchen entstehen können, so ist angesichts des zuletzt vorgebrachten jeder Zweifel ausgeschlossen. Es besteht keine Möglichkeit einer anderen Deutung. Diese Feststellungen, die sich unter Berücksichtigung der mitgeteilten Voraussetzungen von jedem einigermaßen erfahrenen Bienenzüchter leicht nachprüfen lassen, kann die Wissenschaft nicht achtlos beiseite liegen lassen. Es wäre doch ein höchst sonderbarer Zustand, wenn die Zoologie lehrte: Die Drohneneier sind, wie Dzierzon biologisch und Nachtsheim zytologisch nachgewiesen hat, stets unbefruchtet, indessen die Praxis auf der entgegengesetzten Grundlage ausgedehnte Erfolge zu verzeichnen hat.

In dem Berichte Petillot's ist mir besonders die Mitteilung aufgefallen, dass die in den schwarzen Völkern gepflegten Drohnen schwarze Hinterleibsspitzen aufweisen. Der Schluss, dass diese Farbvariation etwa mit Verabreichung des Futterbreis unter dem Einfluss der Pflegemütter sich ausgebildet habe, liegt nahe. Mit unserer derzeitigen Erkenntnis der Vererbungserscheinungen ist er unvereinbar. Dabei ist es gleichgültig, ob wir den Kern oder das Plasma als Vererbungsträger auffassen. Ich habe deshalb Herrn Petillot gegenüber die Vermutung ausgesprochen, dass die amerikanischen Arbeitsbienen gleichfalls schwarze Hinterleibsspitzen besitzen. Meine Vermutung hat sich bestätigt. Wenigstens bis zu einem gewissen Grade, wie die folgende vom 24. April 1914 datierte Mitteilung zeigt: „Die amerikanischen Arbeitsbienen besitzen alle die schwarze Hinterleibsspitze. Sie ist aber sehr klein (nur ein Pünktchen), Königinnen und Drohnen dagegen sind durchaus gelb, wie Gold"[3]).

3) Trotzdem will ich nicht verfehlen, auf den in Züchterkreisen weitverbreiteten „Aberglauben" hinzuweisen, dass z. B. die von einem nicht rassereinen Rüden gedeckte Hündin zur Rassezucht untauglich sei, weil bei dem später erfolgenden Wurfe sich der Einfluss des rasselosen Deckhundes sich bemerkbar mache. Das Thema ist ja auch hier und da bei Erörterung der Mendel'schen Regeln gestreift worden und auf ihrer Grundlage eine Erklärung versucht worden. Nichtsdestoweniger möchte ich auf Grund eigener Anschauung die Frage offen lassen, ebenso auch

3. Ich wende mich einer Gruppe biologischer Erscheinungen zu, die in gleicher einwandfreier Weise das Entstehen von Drohnen auch aus befruchteten Eiern demonstrieren. Ich meine damit die Versuche, die zahlreiche Forscher in den verschiedensten Abänderungen mit Völkern auf reinem Drohnenbau angestellt haben. Sie sind zum Teil auch in die fachzoologische Literatur übergegangen, haben aber nicht die Würdigung erfahren, die sie verdienen. Der Streit der Meinungen war zu hitzig geworden, als dass er kühlen Erwägungen hätte Raum geben können. Nur so ist es zu erklären, dass auch sie unwiderlegt, achtlos beiseite geschoben wurden. Die Schuld trägt auch hier wieder der Trugschluss: Die begattete Königin legt nur einerlei, nämlich befruchtete Eier.

Ich verzichte auf die Schilderung eigener, gemeinschaftlich mit meinem Vater unternommenen Experimente und beschränke mich auf die Darstellung von Versuchen, die jeder Zweifel an der nötigen geübten Sorgfalt ausschließen.

Lehrer Heck, Dudenrod in Oberhessen, berichtet in Bienen-Zeitung 1898 wie folgt: „III. Versuch, der auch schlagend beweist, dass die Bienen nicht nur aus Arbeitereiern, sondern auch aus Arbeiterlarven Drohnen erziehen können.

Der zu Hause vorbereitete Versuch wurde zu Salzburg auf dem Ausstellungsplatz (der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte O.D.) zum Austrag gebracht . . . Ein Volk war schon vor längerer Zeit auf lauter Drohnenbau gebracht worden. Am 3. September wurde es zu Salzburg in Gegenwart vieler Zeugen genauestens untersucht und konstatiert, dass sämtliche vorhandene, gedeckelte Brut nur Arbeitsbienen enthielt und nicht eine einzige hochgewölbte vorgefunden wurde, die eine Drohne enthalten hätte. Hierauf wurde die Mutterbiene abgefangen und der Stock versiegelt. 4 Tage später wurde derselbe wieder in Gegenwart vieler Zeugen geöffnet. Und was fand man jetzt? Außer 7 Weiselzellen hätte sich das Völkchen auch 8 zum Teil dem Verdeckeln sehr nahestehende Drohnen erzogen. Dieselben konnten unmöglich aus Eiern herangezogen sein, denn dazu war der Zeitraum von 4 Tagen viel zu kurz."

Da bei diesem Versuche der Einwand, es könne der Zufall eine Rolle gespielt haben, denkbar wäre, mögen folgende Parallelversuche Heck's geschildert werden, die 1907 gelegentlich der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte in Frankfurt a. M. von ihm öffentlich ausgeführt wurden (Bericht in: Hessische Bienenzeitung

meinen obigen Mitteilungen keine entscheidende Bedeutung zumessen. Ich werde gelegentlich der Erörterung über die Kreuzungsergebnisse auf eine im Bienenleben allgemein bekannte Erscheinung zu sprechen kommen, die solche Zweifel berechtigt erscheinen lassen. Ich werde durch direkte darauf gerichtete Versuche dieser Sache im Laufe des Jahres näher treten.

1907). Er brachte am 1. August ein seit etwa 14 Tagen auf reinem Drohnenbau befindliches, nicht mehr drohnentriebiges Volk zur Ausstellung. Unter Gegenwart von Prof. Merz, Dr. Jakobsthal, Dr. med. Siemon, Dr. med. Schmeel, Lehrer Buss, Gerlach, Günther und Watzel wurde am 1. August das Volk untersucht und festgestellt, dass sämtliche Drohnenzellen ausschließlich Arbeiterbrut in allen Stadien enthielten. Hierauf wurde die Brutwabe, auf der sich die Königin befand, mit den darauf sitzenden Bienen in eine andere Wohnung verbracht. Dann wurden beide Stöcke, um jeden Eingriff unmöglich zu machen, verschnürt und versiegelt. Am 9. August waren alle Herrn wieder zur Stelle. Die Untersuchung ergab: a) Im königinlosen Stock: vier verdeckelte, eine noch offene Weiselzelle. Auf einer Wabe etwa ein Drittel flachgedeckelte Arbeiterbrut, zwei Drittel hochgedeckelte Drohnenbrut. Die nächste Wabe zeigte Arbeiter und Drohnen bunt gemischt. Zahlreiche hochgewölbte Zellen wurden geöffnet und ihre Insassen unzweifelhaft als Drohnen erkannt. Insgesamt waren etwa 300 Drohnen vorhanden. b) Das Vergleichsvölkchen, also das mit der Königin versehene ergab reine Arbeiterbrut. Nicht eine einzige hochgewölbte Zelle war vorhanden.

Den gleichen Versuch hat Bresslau (1908a) mit dem gleichen Erfolg angestellt. „Nach 10 Tagen wurden in dem jetzt weisellosen Volk D, dem die Brutwabe belassen worden war, inmitten der zum Teil nach Arbeiterart gedeckelten, zum Teil noch ungedeckelten Brut neben 5 Weiselzellen 6 hochgedeckelte, also Drohnenlarven enthaltende Zellen beobachtet. Später kamen noch mehrere hinzu, am 9. April habe ich notiert: In Stock D zahlreiche junge Drohnen. Da bis dahin seit dem Beginne des Experiments nur 22 Tage, also der Zeitraum, der ungefähr der normalen Entwickelungsdauer von Drohnen entspricht, verflossen waren, so können diese Drohnen nur aus der am 18. März in den Arbeiterzellen des anscheinend normalen Völkchens vorhanden gewesenen Brut, nicht aber, wie man sonst vielleicht annehmen könnte, aus den Eiern drohnenbrütig gewordener Arbeiterinnen hervorgegangen sein. Die Königin, von der diese Eier abgelegt worden waren, hatte inzwischen im Kasten E regelrechte Arbeiterbrut abgesetzt und erwies sich auch späterhin als durchaus normal." Trotz seiner mehrjährigen Bemühungen konnte Bresslau den Versuch mit Erfolg nicht mehr anstellen. Er schließt daraus, dass aus dem singulären Befund ein Befruchtetsein aller Drohneneier nicht gefolgert werden darf. Das stimmt mit meiner Ansicht überein. Aber andrerseits geht aus diesem und den beiden vorerwähnten Versuchen unzweideutig hervor, dass aus befruchteten Eiern nicht nur Königinnen und Arbeitsbienen, sondern auch Drohnen nicht ausnahmsweise, sondern in großer Zahl entstehen können und dass ebenso Arbeiterlarven zu beiderlei Ge-

schlechtstieren herangebildet werden können. Ausschlaggebend sind die physiologischen Zustände des Volkes, hier die Weisellosigkeit.

4. Eine sehr entscheidende Rolle bei der Beurteilung unserer Frage spielen die Übertragungsversuche. Hier ist allerdings große Vorsicht geboten, denn nirgends fließen die Fehlerquellen so reichlich wie bei diesen Versuchen. Ich werde mich daher auf zwei, jeder Kritik standhaltende Beispiele beschränken. Einige allgemeine Bemerkungen aber seien vorausgeschickt.

Nur als Folge des von Dickel gezogenen Trugschlusses ist es verständlich, dass alle Übertragungsexperimente von seinen Gegnern in Bausch und Bogen verworfen worden sind. Allerdings muss hier festgestellt werden, dass das nur insoweit der Fall ist, als sie der Dzierzon'schen Lehre direkt zuwiderlaufen. Die Übertragungsversuche Knocke's, der Eier aus Weiselzellen in Arbeiterzellen übertrug und angeblich Arbeitsbienen erhielt, werden von ihnen als vollgültig akzeptiert. Als Beweis gegen die Richtigkeit der Dickel'schen und seiner Freunde Befunde werden nicht etwa erneute Nachprüfungen, sondern die Misserfolge Bessel's (1868), Kleines (1867), Sanson's et Bastian's (1868) angeführt. Nach den übereinstimmenden Angaben jener Autoren wurden die übertragenen Eier alsbald entfernt. Daraus den Schluss zu ziehen, die entsprechenden Experimente Dickel's und seiner Anhänger seien falsch, ist doch wohl kaum angängig. Was jenen infolge Ungunst der Verhältnisse, Nichtbeachtung der wesentlichen Vorbedingungen oder Ungeschicklichkeit misslang, kann späteren Forschern doch sehr wohl glücken. Wie würde wohl die Antwort lauten, wenn Dickel diesen Schluss auf die mikroskopischen Befunde übertragen wollte und sagen: Weil Petrunkewitsch nur Strahlung gefunden hat, kann die Angabe Nachtsheim's, er habe das Sperma selbst gefunden, unmöglich richtig sein.

Bei dem Versuche Bessel's, auf den sich ja vorwiegend bezogen wird, liegen die Ursachen des Misslingens ganz offenkundig zutage. Bessel's schnitt nämlich mit dem Ei ein Stück des Zellenbodens aus und „lötete" ihn mit einer heißen Nadel auf dem Boden der neuen Zelle fest. Nun weiß jeder Bienenkenner, dass Brutpflege und Eiablage — ich werde darauf noch eingehender zu sprechen kommen — nur dann eintritt, wenn die Zellen von den Bienen „beleckt", „behobelt", „bespeichelt" worden sind, und wie die verschiedenen Bezeichnungen alle lauten. Das Ergebnis dieser Arbeit ist ein feiner, fettglänzender Überzug. Dieser wurde natürlich bei Bessel's Versuch vollständig zerstört und deshalb die Eier als Fremdkörper entfernt.

Auch mein Vater hat in den meisten Fällen bei seinen Übertragungen keinen Erfolg gehabt. Er betont ausdrücklich, dass anfangs regelmäßig, später fast regelmäßig die Eier entfernt worden

sind. Die Ursache erblickt er darin, dass es nur selten gelingt, ihnen den nötigen festen Halt zu geben. Bei der folgenden Pflege werden sie daher von den Arbeitsbienen rein mechanisch losgerissen und dann entfernt. Wenn es nun ihm und einigen anderen Forschern gelungen ist, durch Fleiß und Ausdauer die notwendige Fertigkeit und die Kenntnis der bedingenden Faktoren zu erwerben und zu positiven Resultaten zu gelangen, dann ist es Pflicht der Wissenschaft, diese Fälle zu prüfen und nachzuforschen, ob und wie sie sich mit unserer derzeitigen Erkenntnis vereinigen lassen.

Ich beziehe mich im folgenden absichtlich nicht auf eigene ältere Versuche oder Versuche meines Vaters, sondern auf solche von zuverlässigen Autoren, die ohne jede Voreingenommenheit an die Sache herantraten. Um jeden Irrtum auszuschließen, zitiere ich dabei wörtlich:

Redakteur der Hessischen Bienenzeitung, Lehrer und hessischer Wanderlehrer der Bienenzucht, Herr Hensel, berichtet in „Bienenzeitung“ 1898: Im Juni setzte ich drei Völkchen mit befruchteter Königin in kleine Versuchskästchen. Am 11. Juli fing ich die Königinnen ab. Am 13. Juli morgens 10 Uhr öffnete ich meinen stärksten Vieretager und schob eine, mit etwas Honigwasser bespritzte, reine Drohnenwabe in das Brutnest, direkt an die Wabe, auf welcher die Königin saß und schloss den Stock. Darauf entnahm ich den drei Versuchsvölkchen sämtliche offene Bruttafeln, kehrte die Bienen in die Kästchen ab, brach die schon ausgezogenen Weiselzellen aus und gab die Tafeln anderen Völkern. Nun nahm ich drei leere, saubere Waben, bespritzte sie mit etwas Honigwasser und bildete nach englischer Methode in den einzelnen Waben je vier, drei und zwei Weiselzellen, indem ich an je drei aneinander stoßenden Zellen die senkrechte Mittelwand vorsichtig ausbrach. Gegen 11 Uhr, also nach ungefähr einer Stunde, öffnete ich den Vieretager und fand zu meiner Freude die Königin auf der Drohnenwabe und die eine Seite der Wabe fast vollständig mit Eiern bestiftet. Die Königin ließ ich ablaufen, kehrte das Volk ab und übertrug nun mit einem in Honigwasser abgewaschenen, ganz feinen Marderpinsel je vier, drei, zwei Eier in die hergestellten Zellen, brachte in die Nähe eines jeden Eies eine Spur Königin-Futterbrei aus den ausgebrochenen Weiselzellen und hing die Waben den Völkchen ein. Bemerken muss ich noch, dass der Pinsel vorsichtig unter das Ei geschoben und dann gedreht wird. Dadurch sitzt das Ei auf der Spitze des Pinsels und wird nun in die neue Zelle gebracht und ebenfalls durch eine Drehung auf den Boden gesetzt. Die Lage des Eies muss aber dieselbe sein wie in der ursprünglichen Zelle. Die drei Völkchen erhielten am zweiten Tage je 1 Pfund Honig. Ich konnte den sechsten Tag kaum erwarten. Am 19. Juli öffnete ich das erste Volk, das die Wabe mit vier Eiern er-

halten hatte. Aber nur zwei Weiselzellen waren ausgezogen. Die beiden zuerst übertragenen Eier waren verschwunden. In den zwei anderen Völkchen fand ich drei und zwei Weiselzellen ausgezogen. Also von neun übertragenen Eiern hatte ich sieben mit Larven besetzte Weiselzellen. Nun wartete ich mit größter Spannung bis zum 28. Juli, dem 15. Tag. Ich wollte mich jetzt überzeugen, was in den Weiselzellen war, denn waren Königinnen darin und ich überging den 16. Tag, so schlüpfte möglicherweise inzwischen schon eine oder die andere aus, und die übrigen Näpfe wurden nebst Inhalt vernichtet. In den Völkchen mit zwei Weiselzellen öffnete ich je eine und fand zwei vollständig ausgewachsene Königinnen, und in den Völkchen mit drei Weiselzellen öffnete ich zwei und fand ebenfalls zwei Königinnen. Ich ließ also in jedem Völkchen eine Weiselzelle und fand am 17. Tag beim Nachsehen drei muntere Königinnen. Alle drei wurden regelrecht befruchtet. Zwei davon habe ich anderen Völkern, welche abgängige Mütter hatten, zugesetzt, eine bleibt als Reservekönigin bis zum Frühjahr sitzen."

Meyer, Gadernheim, berichtet (Bienenzeitung 1898): Sie können sich ja wohl recht gut vorstellen, wie schwer es einem fallen muss, sich einer völlig neuen Lehre zu befreunden, wenn man als Lehrer der mit Bienenzucht jahrelang eine andere vorgetragen hat und sich dermaßen in sie hineinlebte, dass sie einem gleichsam in Fleisch und Blut übergegangen ist." „Nach langem, vergeblichem Bemühen hatte ich endlich am 21. Juli das Glück, eine Königin beim Absetzen von Eiern zu treffen, die sie in Drohnenzellen legte. Ein Volk, mit dem ich Versuche anzustellen beabsichtigte, war an jenem Tage gerade 15 Tage lang weisellos und von Eiern oder Larven, die etwa Irrtümer veranlassen könnten, enthielt es keine Spur. Von diesen frisch gelegten Drohneneiern übertrug ich nun mittels einer an der Spitze gebogenen Nadel eine Anzahl in Arbeiterzellen dieses weisellosen Volkes. Am 24. Juli bemerkte ich beim Nachsehen, dass acht Eier fehlten und drei Weiselzellenanfänge entstanden waren. Die Untersuchung am 30. Juli ergab, dass zwei der Näpfe leer waren, der dritte aber eine Larve enthielt und sich regelmäßig zur Weiselzelle ausgebildet hatte, die dem Deckeln nahe war. Am 16. und 17. Tage nach dem Experiment sah ich wieder nach und erwartete, eine Königin sei aus der Zelle zur Welt gekommen, aber vergebens: Die Zelle war noch geschlossen, hatte jedoch ein regelrechtes Aussehen. Ich bemeisterte nun meine Ungeduld noch weitere 4 Tage. Am 11. August, also am 21. Tag nach der Eiübertragung, da nahm ich mir vor, jetzt endlich Klarheit zu bekommen. Ich blies die Bienen durch Rauch weg und beim ersten Anblick glaubte ich schon, die Nymphe sei abgestanden, weil die Zelle noch geschlossen war. Beim näheren Zuschauen aber

bemerkte ich, dass der Deckel halb aufgebissen war und sich zwei große Fühler in dem Spalt blicken ließen. Gespannt sah ich eine Weile zu und hoffte, das Wesen werde auf natürlichem Wege vor meinen Augen die Zelle verlassen. Es dauerte mir jedoch schließlich zu lang und daher packte ich den Deckel behutsam und riss ihn ganz ab. Was aber kam heraus? Eine prächtige Mutterbiene, die ihre Glieder eifrig streckte und von den Arbeitsbienen überaus freudig empfangen wurde.

Meine Hände haben das Ei übertragen aus einer Drohnenzelle in eine Arbeiterzelle, meine Augen haben gesehen, dass an einem sogen. Drohnenei am 21. Tag eine Königin ausgelaufen ist. Bei der heutigen Revision fand ich dieselbe bereits befruchtet, und soviel ich weiß, bin ich der erste Bienenzüchter, der jetzt eine Königin besitzt, die er auf Grund Ihrer Lehre direkt aus einem Drohnenei erzogen hat."

Fehlerquellen können in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden. Ebenso steht die Zuverlässigkeit der Berichterstatter außer Zweifel. Wohl aber ist der von ihnen an ihre Experimente geknüpfte Schluss nicht haltbar, dass nämlich alle von der begatteten Königin abgesetzten Eier befruchtet sein müssten. Da aus unbefruchteten Eiern unmöglich weibliche Wesen entstehen können, muss zugegeben werden, dass dieser Schluss sehr nahe liegt. An seiner Richtigkeit könnte wohl überhaupt nicht gezweifelt werden, wenn nicht die Untersuchungen Nachtsheim's den Beweis erbracht hätten, dass er unzulässig ist. Ebenso unzulässig ist aber auch der Schluss dieses Autors, dass die in Drohnenzellen abgesetzten Eier stets unbefruchtet seien, vielmehr müssen, wie die Experimente zeigen, Ausnahmen vorkommen. Diese Ausnahmen treten aber unter vollkommen normalen Verhältnissen auf und sind nicht seltene Zufallserscheinungen, wie das Resultat Hensel's einwandfrei beweist. Der schroffe Gegensatz, in dem hier Biologie und Cytologie zu stehen scheinen, muss aufgeklärt werden. Eine Handhabe hierzu bieten uns die Angaben über die Zeit der Eiablage. In beiden Fällen wurden die Eier im Monate Juli in Drohnenzellen abgesetzt, zu einer Zeit also, zu der normalerweise Drohnen nicht mehr entstehen, oder um mit dem Imker zu sprechen, der Drohnentrieb erloschen ist. Da um diese Zeit, wie der Versuch Heck's beweist, die Eier in der Regel befruchtet sind, auch wenn sie in Drohnenzellen abgelegt werden, so wird es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die begattete Königin während der Schwarmzeit in Drohnenzellen ausschließlich unbefruchtete Eier, mit dem Abflauen des Triebes nach Erzeugung von Geschlechtstieren mehr und mehr befruchtete, unter Umständen ausschließlich befruchtete Eier absetzt. Es ist interessant, dass Lenhossek (1903) auf Grund theoretischer Erwägungen zu dem gleichen Resultat gekommen ist.

Er bezeichnet es als eine Unüberlegtheit, zu behaupten, die Befruchtung wirke geschlechtsbestimmend. Vielmehr lege die Königin zu gewissen Jahreszeiten männlich präformierte Eier, die nicht befruchtet werden können.

Ich gestehe, dass mein Ergebnis überraschend ist und deshalb etwas Unbefriedigendes besitzt. Ich wüsste aber keine andere Erklärung zu geben. Die Beobachtungen Hensel's und Meyer's, sowie viele andere, sind unbedingt richtig. Ich habe ähnliche Erfolge auf dem Stande meines Vaters und dem des Handelsbienenzüchters Mulot mehrfach beobachtet und mich davon überzeugen können, dass Fehlerquellen nicht zu entdecken waren. Die genannten Experimentatoren zogen daher den Schluss, dass die mikroskopischen Ergebnisse auf Irrtum beruhten. Diesem Schluss aber widerspricht die Theorie meines Vaters selbst. Nach seiner Auffassung müssen die in Drohnenzellen abgesetzten Eier durch die erste Berührung mit den Arbeitsbienen geschlechtlich unabänderlich bestimmt sein. Wenn aber nach der Darstellung unserer Gewährsmänner angenommen werden müsste, dass die Eier von den Bienen unberührt geblieben sind, so müsste eine Häufung von glücklichen Zufällen vorausgesetzt werden, die nicht mehr als unwahrscheinlich, sondern als unmöglich bezeichnet werden muss.

Also auch vom Standpunkte meines Vaters aus ist nur die Annahme möglich, dass die in jenen Drohnenzellen abgesetzten Eier sich gar nicht zu Drohnen, sondern zu Arbeitsbienen entwickelt hätten, oder doch bestenfalls erst nachträglich in Männchen umgewandelt worden wären. Sie waren auf „geschlechtliche Indifferenz" behandelt worden. Bei ihrer mikroskopischen Untersuchung wäre sicher Sperma gefunden worden. So erklärt sich auch der Befund Petrunkewitsch's, dass er in einem Drohnenei Spermastrahlung gefunden habe.

Dzierzon, als gründlicher Kenner der Bienenbiologie, erkannte die Richtigkeit obiger Versuche durchaus an und steht damit in wohltuendem Gegensatze zu jüngeren und unerfahrenen Verteidigern seiner Lehre, die einfach alles, was ihnen nicht passt, als Lüge und Fälschung bezeichnen. Seine Erklärung war anthropomorph. Sie lautete: „So dumm wird doch die Königin nicht sein, dass sie am 11. Juli noch Drohneneier legt." Das deckt sich aber letzten Endes mit meinen Ergebnissen.

Mag man nun einer naturgesetzlich bedingten, einer willkürlichen oder einer verstandesmäßigen Befruchtung den Vorzug geben, das eine steht fest: Die normal begattete Königin legt unter normalen Verhältnissen nicht nur unbefruchtete, sondern auch befruchtete Eier in Drohnenzellen ab.

5. Die Erfahrungen der Bienenzüchter bei Kreuzung verschieden gefärbter Rassen haben von jeher eine große Rolle im Kampfe um

Dzierzon's Lehre gespielt. Die vielen Für und Wider nötigten vorsichtige Forscher zur Reserve. Am besten zeige ich das an einem Zitate Goldschmidt's (1911): „Wenn man auch annimmt, dass im allgemeinen die Dzierzon'sche Lehre, nach der unbefruchtete Eier ♂, befruchtete ♀ liefern, zu Recht besteht, so lässt sich doch bei einiger Vorsicht zunächst nur sagen, dass unbefruchtete Eier sicher ♂ liefern. Ob aber nicht auch befruchtete Eier ♂ geben können, lässt sich vorderhand nicht mit Sicherheit entscheiden. Seit Dzierzon finden sich immer wieder in der Literatur Fälle verzeichnet (vor allem durch Pérez), dass in Bastardstöcken ♂ mit Bastardcharakter auftreten, was ja nur möglich ist, wenn sie aus befruchteten Eiern entstehen. Man hat stets dagegen eingewandt, dass sie die zufälligen Nachkommen von Bastardmüttern gewesen seien, ein Einwand, der aber weder bewiesen, noch nach Kenntnis der Bastardierungsgesetze wahrscheinlich ist. Es sind allerdings in dem so viel diskutierten Bienenproblem durch die besonderen Verhältnisse im Bienenstaate so viel Fehlerquellen zu berücksichtigen, dass bisher noch jede Möglichkeit eines einwandfreien Beweises gegen die Dzierzon'sche Lehre fehlte." Diesen einwandfreien Beweis habe ich in Vorstehendem erbracht. Ich würde daher auf die Kreuzungsverhältnisse überhaupt nicht eingehen, wenn nicht in letzter Zeit dieselben in einseitiger Weise ausgebeutet und gegen Dickel verwandt worden wären. Das Gegenteil wäre eher möglich, denn der Satz bleibt unerschüttert: Es besteht keine einzige Beobachtung, die unbedingt zugunsten Dzierzon's, wohl aber sehr viele, die zu seinem Ungunsten sprechen. Umgekehrt aber ist es auch nicht zulässig, aus ihnen allein einen Gegenbeweis abzuleiten. Es steht fest, dass zu einer Zeit, zu der die italienische Biene erst ganz kurz eingeführt worden war, also eine weitverbreitete Bastardierung und damit mangelnde Reinrassigkeit der Königin sehr unwahrscheinlich ist, bei Kreuzung deutscher Drohnen mit italienischen Müttern, auch die männlichen Nachkommen nicht rein italienischen Typus zeigten. Ebenso steht aber auch fest, dass die italienischen Drohnen auch in ihrer Heimat durch große Farbvariabilität ausgezeichnet sind. Weiterhin liegen beglaubigte Beispiele vor, dass bisweilen auch die überwiegende, fast die gesamte Nachkommenschaft von Arbeitsbienen, obwohl sie sicher aus befruchteten Eiern stammten, den rein mütterlichen Typus zeigten, dass dieser also dominant war.

Cuénot beobachtete eine rein schwarze, höchstwahrscheinlich im Mendel'schen Sinne homozygote Königin, deren Arbeiternachkommen durch gelbe Färbung die Merkmale des italienischen Vaters deutlich zum Ausdruck brachten. Die 300 von Cuénot beobachteten Drohnen waren mit Ausnahme von zweien rein schwarz. Diese zwei zeigten breite gelbe Streifen am Hinterleib. Cuénot

konnte sich ihr Auftreten nicht erklären, wogegen Nachtsheim die Behauptung aufstellt: „dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also von einem Hybriden abstammten.“ Also nur um diesen Fall ins Dzierzon'sche Schema zu zwängen, greift er zu einer Erklärung, die mit dem scheinbar nie durchbrochenen Gesetze unvereinbar ist, dass in Gegenwart einer normalen Königin Arbeitsbienen niemals zur Eiablage schreiten, ja dass sogar „Drohnenmütterchen“ nach kurzer Zeit ihre Tätigkeit einstellen, wenn das Volk eine neue Mutterbiene erhält.

Nach meinen Darlegungen ist das Auftreten dieser Drohnen leicht erklärt. Sie sind aus befruchteten Eiern hervorgegangen.

Ich verlasse das Thema und wende mich einer für den Vererbungstheoretiker ebenso interessanten, wie grundsätzlich wichtigen Erscheinung zu, die in der zoologischen Literatur, soweit ich sie überblicke, keine Darstellung gefunden hat. Wird nämlich eine italienische Königin von einer deutschen Drohne begattet, so zeigt das Kreuzungsprodukt sehr häufig zunächst ausschließlich väterliche Merkmale, in späteren Generationen väterliche und mütterliche Eigenschaften gemischt, um schließlich in Nachkommen von rein mütterlichem Typus überzugehen. Als erster hat das, soviel mir bekannt ist, Dzierzon ausgesprochen. Sanitätsrat Dr. Preuss machte ihn auf einen Fall aufmerksam, in welchem eine sicher homozygote italienische Königin Bastarddrohnen erzeugte. Darauf antwortete Dzierzon: Man hält mich in der Bienenkunde für eine Autorität; für infallibel aber erkläre ich mich durchaus nicht. Eins habe ich nur genau bemerkt, dass der mütterliche Körper auf die Nachkommenschaft mit der Zeit mehr und mehr Einfluss gewinnt. Die echt italienische Königin, von einer deutschen Drohne begattet, erzeugt allmählich immer mehr ihr ähnliche Bienen.“ Diese vererbungstheoretisch sehr interessante Erscheinung wird von den verschiedensten Bienenbeobachtern bestätigt. Ich will an dieser Stelle einen in der Literatur noch unbekannten Fall anführen. Petillot berichtete mir: „Mein Schüler Welter hatte 1909 im Herbst eine solche amerikanische Königin bezogen und konnte keine Nachkommen mehr sehen, weil der Winter zu nahe war. Mir verschwieg er die Sache, weil er mich überraschen wollte. Als im Frühjahr 1910 die Brut auslief, bat er mich auf seinen Stand und sagte, er sei schändlich betrogen worden, seine teuere Königin erzeuge nur Bastardbienen. Ich sagte ihm, er möge warten, bis er wenigstens zwei Sätze Brut vor Augen hätte. Zu unserer größten Überraschung fanden wir den zweiten Brutsatz bedeutend schöner und den dritten tadellos rein.“ Petillot glaubt, wie ich nicht verschweigen will, dass die Königin trotzdem von einer amerikanischen Drohne begattet worden war. Er nimmt an, dass der Futterbrei des schwarzen Volkes, dem sie „okkuliert“ war, die Ur-

sache sei, dass ursprünglich Bienen mit schwarzer Farbe auftraten. In Verbindung mit der erwähnten Hinterleibsspitze wird es sich empfehlen, diese Anschauung nicht ohne weiteres zu verwerfen, sondern mit dem Urteil zurückzuhalten, so sehr sie allen Vererbungstheorien widerspricht.

7. Eine den Bienenzüchtern wohlbekannte, wenn auch nicht gerade häufige Erscheinung ist die, dass frisch begattete junge Königinnen zunächst nur Drohnen erzeugen. Nach einiger Zeit tritt dann regelmäßiger Brutsatz ein. Das ist um so auffallender, als solche Königinnen trotz etwa vorhandener Drohnenzellen nur Arbeiterzellen bestiften, also das „Bestreben" haben, befruchtete Eier zu legen. Der umgekehrte Fall, dass nämlich unter solchen Umständen in Drohnenzellen Arbeitsbienen entstünden, wäre mit der Dzierzon'schen Lehre zur Not vereinbar. Man könnte dann annehmen, dass die Samenblase des jung begatteten Weibchens so prall gefüllt ist, dass sich die Muskeln des Receptaculums als Regulator zu schwach erweisen.

Die Lösung des Rätsels ist schon von verschiedenen Seiten versucht worden. Meist wurde angenommen, dass der Geschlechtsapparat einen vorübergehenden Defekt erlitten habe, nach dessen Ausheilung wieder eine normale Eiablage möglich geworden sei. Diese Erklärung ist weder anatomisch, noch biologisch haltbar. Besonders der Umstand, dass mit einer gewissen Regelmäßigkeit der geschilderte abnorme Fall eintritt, wenn die Königin durch ungünstige Witterungsverhältnisse ein Begattungsflug längere Zeit verhindert worden war, erheischen einen anderen Erklärungsversuch.

Ein solcher wurde, allerdings ganz unbewusst, schon durch Huber (1814) angebahnt, dem wir ja so schöne Beobachtungen des Bienenlebens verdanken. Huber wandte seine besondere Aufmerksamkeit dem Begattungsvorgange zu und ist der Entdecker des „Begattungszeichens", d. h. des abgerissenen, in der Scheide der heimkehrenden Königin steckenden Penis. Im Anschluss an seine Beobachtungen stellte er durch Versuche folgendes fest: Wurde eine Königin bis zu 16 Tagen am Begattungsausfluge gehindert, so war in ihrer Eiablage nichts auffallendes zu bemerken. Wurde sie aber länger gefangen gehalten, dann verlor sie die Fähigkeit, weibliche Eier zu legen. Sie erzeugte nur noch Drohnen. Diese Versuche Huber's sind nicht mehr nachgeprüft worden. Es lag dazu auch keine Veranlassung vor, weil man nach Entdeckung des Receptaculums und der Parthenogenese bei den Bienen eine sehr einfache Erklärung zu haben glaubte. Man nahm an, dass in diesen Fällen die Königin unbegattet geblieben sei und natürlich buckelbrütig geworden sei. Hierbei wurde aber übersehen, dass Huber ausdrücklich bemerkt, dass die Königinnen „befruchtet" heimgekehrt seien und in einem Falle, dass sie „mit den unzweideutigen Zeichen

der Befruchtung" zurückkehren. Trotzdem produzierte auch sie ausschließlich Drohnen. Da dem Entdecker des Begattungszeichens wohl ein Irrtum in dieser Hinsicht kaum zugetraut werden darf, bleibt nur die Annahme, dass in der Verzögerung des Begattungsfluges, mit anderen Worten in der Überreife der Ovarialeier die Ursache zu suchen ist. Eier im Zustande der Ovarialerüberreife zeigen bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln, die bei langer Einwirkung der sie bedingenden Faktoren sich bis zur ausschließlichen Produktion von Drohnen steigern kann.

8. Die Zwitterbildungen sind von jeher ein Schmerzenskind aller Befruchtungstheorien gewesen, auch der Dzierzon'schen. Nun kommen Gynandromorphen bei den Bienen durchaus nicht so häufig vor, wie vielfach behauptet wird. Sichere Berichte liegen vor von Lukas, der sie als Stacheldrohnen beschrieb, dem aber zum Dank dafür der Vorwurf der „Lügnerei und des elenden Gewäschs" gemacht worden ist. Genauere Angaben und Untersuchungen berichtet Leuckart (1867) über den Portmann'schen Zwitterstock, der ein Analogon zu dem in der zoologischen Literatur bekannt gewordenen Engster'schen Stocke ist.

Herr Engster in Konstanz besaß eine Königin, die außer normalen Arbeitern ganz abnorm gestaltete Bienenwesen hervorbrachte, die meist kurz nach ihrem Ausschlüpfen abgestochen und von den Bienen entfernt wurden. Die Untersuchungen durch v. Siebold und Leuckart ergaben übereinstimmend, dass es sich um vollkommene Mittelformen zwischen Arbeitsbienen und Drohnen handelte. Leuckart betont dabei ausdrücklich, nie zwischen Königinnen und Drohnen. Die verschiedenen Geschlechtsmerkmale waren unregelmäßig über den Körper zerstreut und ihr Zwittertum erstreckte sich häufig auch auf die inneren Geschlechtsorgane. Sehr bemerkenswert, aber bis jetzt nicht genügend gewürdigt ist der Umstand, dass in allen Fällen, in denen mehr oder weniger verkümmerte Ovarien vorhanden waren, diese leer waren. Mehrfach wird hervorgehoben, dass die vorhandenen Eierstöcke nie Eier enthielten. Im Gegensatze dazu waren in allen Fällen, in denen männliche Geschlechtsorgane vorhanden waren, sowohl Hoden als Nebenhoden gut entwickelt. Auch „die Schläuche der Hoden waren äußerst zahlreich und strotzten von Samenzellen, in denen die Entwickelung der charakteristischen Samenfäden so weit vorgeschritten war, wie in den eben ausgeschlüpften reinen Drohnen" (v. Siebold, 1863). Dieser Umstand weist darauf hin, dass nicht Tiere mit Arbeitercharakteren, sondern Tiere mit Drohnencharakter als Grundform der Missbildungen anzusehen sind.

Ihre Entstehung nahmen sie in reinen Arbeiterzellen. Sie waren auch regelmäßig gedeckelt, so dass von außen ein Unter-

schied zwischen ihnen und Arbeiterbrut nicht zu bemerken war. Sehr bemerkenswert ist ferner, dass auch regelmäßig vollentwickelte Drohnen, also hochgewölbte Zellen (Buckeldrohnen) vorhanden waren.

(Schluss folgt.)

Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwickelung und ihre Ziele.

Herausgeg. von Paul Hinneberg. III. Teil, 4. Abteilung, 4. Bd. Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie. Unter Redaktion von R. Hertwig und R. v. Wettstein bearbeitet von R. Hertwig, L. Plate, R. v. Wettstein, A. Brauer, A. Engler, O. Abel, W. J. Jongmans, K. Heider, J. E. V. Boas. Mit 112 Abb. im Text. Leipzig-Berlin, 1914. B. G. Teubner. — Geh. Mk. 20.—, in Leinwd. geb. Mk. 22.—, in Halbfr. geb. Mk. 24. —.

Von dem großen Monumentalwerk „Die Kultur der Gegenwart", das sich die Aufgabe gestellt hat, eine Darstellung der Fundamentalergebnisse der einzelnen Kulturgebiete nach ihrer Bedeutung für die gesamte Kultur der Gegenwart und für deren Weiterentwickelung, und damit eine Gesamtdarstellung unserer heutigen Kultur zu geben, ist vor kurzem ein neuer Band erschienen. Er gehört zum dritten Teil des Gesamtwerkes, der in 19 Bänden die mathematischen, naturwissenschaftlichen und medizinischen Kulturgebiete darstellen soll, und bildet innerhalb dieses Teiles den vierten Band. Das Gebiet, das er behandelt, bilden Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie und Biogeographie, also Fragen, die in den weitesten Kreisen der Gebildeten auf lebhafteste Anteilnahme rechnen können. Auch in die Bearbeitung dieser Kapitel hat sich eine Anzahl hervorragendster Forscher geteilt, die durch eigene Tätigkeit auf den betreffenden Gebieten für die Behandlung derselben in erster Linie berufen waren. So sind Darstellungen zustande gekommen, die nicht nur in vortrefflicher Weise dem Zwecke dienen werden, den gebildeten Kreisen der Gegenwart die Ergebnisse der wissenschaftlichen Forschung zu vermitteln, sondern die auch für den Fachmann unschätzbar sind und auch für die Zukunft einen bleibenden Wert behalten werden, als Zeugnisse für den derzeitigen Stand der betreffenden Wissenschaft.

Das große zu behandelnde Stoffgebiet ist in sehr zweckmäßiger Weise in 11 Kapitel eingeteilt. Den Beginn, gewissermaßen die Einleitung zu dem ganzen Bande, macht eine Darstellung der Abstammungslehre, weil sie, wie es in dem Vorwort heißt, die bedeutsamste Theorie ist, welche jemals auf dem Gebiet der Biologie Geltung gewonnen hat. R. Hertwig hat es unternommen, diese Darstellung zu geben, und er tut es in ausgezeichneter Weise, durchdrungen von der ungeheuren Bedeutung, die die Abstammungslehre auf die Entwickelung der Biologie gehabt hat und noch jetzt fortwährend ausübt, zugleich aber frei von dem überschwänglichen Optimismus, der gerade in popularisierenden Darstellungen häufig zu finden ist und der Sache oft geschadet hat. Hertwig scheidet Sachliches und Hypothetisches scharf voneinander; er zeigt

dem Leser, wie in den letzten 20 Jahren die exakte Forschung wieder am Werke ist, um den Grundfragen der Deszendenztheorie, der Variabilität und Erblichkeit, der Unterscheidung von Art und Varietät, den Faktoren, welche die Umbildung der Arten veranlassen, näher zu kommen, gibt Rechenschaft über die wichtigsten Ergebnisse auf diesen Gebieten und beleuchtet vom Standpunkt der gewonnenen Erkenntnis aus die Versuche, für die Umbildung der Arten unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihrer zweckmäßigen Anpassung eine kausale Erklärung zu geben. Diesen mehr allgemeinen Erörterungen folgt der Versuch, die von der Umbildung der Arten gewonnenen Anschauungen auf das gesamte Tier- und Pflanzenreich auszudehnen und zu einer Stammesgeschichte der lebenden Organismenwelt zu erweitern. Dabei werden dann die verschiedenen Erscheinungen, die dazu auffordern, eine allmähliche historische Entwickelung der Organismen anzunehmen, in ihrer Bedeutung kritisch erörtert.

Diesem nach Inhalt und Form vortrefflichen ersten Kapitel folgen nun weitere zehn, die sich in sehr zweckmäßiger Weise in die vier zu behandelnden Stoffgebiete — Systematik, Biogeographie, Paläontologie, Phylogenie — teilen.

Die Systematik behandeln L. Plate und R. v. Wettstein in zwei Kapiteln, von denen das erste die allgemeinen Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere, das zweite das System der Pflanzen zum Gegenstand hat. In beiden Kapiteln, besonders aber in dem ersten umfangreicheren von L. Plate, wird mancher mit Erstaunen lesen, wie viele Fragen von höchstem Interesse sich an eine scheinbar so trockene Sache, wie die Systematik, anknüpfen; wir hören von der Wichtigkeit der Systematik, von den Merkmalen, die zur Kennzeichnung einer jeden Art verwendet werden, von den Nomenklaturregeln, von den verschiedenen Systemen und den Gesichtspunkten, nach denen sie aufgestellt worden sind, von Stammbäumen, von der Verwertung der systematischen Kategorien, von den verschiedenen Versuchen, die Art zu definieren, von den Untereinheiten, in die die Art als Einheit des Systems zerfällt, und manchen anderen Fragen von unmittelbar einleuchtender Wichtigkeit, über die doch bisher eine derartige unterrichtende Darstellung nicht vorlag.

Dem Kapitel Systematik schließt sich folgerichtig die Biogeographie an, in deren Darstellung sich A. Brauer und A. Engler geteilt haben. In einem ersten allgemeinen Kapitel behandelt Brauer die Hauptaufgaben der Biogeographie, als die er nennt: 1. das gegenwärtige Bild der Verbreitung der Tiere und Pflanzen über die Erde auf das Genaueste darzulegen, 2. die Wechselwirkungen zwischen den Lebewesen und ihrer Umgebung zu ergründen, und 3. die Entstehung des jetzigen Verbreitungsbildes zu erklären. Die Methoden zur Inangriffnahme dieser Aufgaben werden geschildert, und besonders werden die Bedingungen für die Verbreitung der Tiere und Pflanzen: aktive und passive Verbreitung, Schranken der Verbreitung und sonstige Faktoren, namentlich die

geologischen und klimatischen Veränderungen der Vorzeit, eingehender erörtert. Von den beiden speziellen Kapiteln gibt das von Engler bearbeitete über Pflanzengeographie zunächst eine interessante historische Darstellung der Entwickelung der Pflanzengeographie und ihrer verschiedenen Aufgaben und dann eine Schilderung der wichtigsten Grundzüge der Pflanzengeographie (Areale der Pflanzen, pflanzengeographische Faktoren, pflanzengeographische Formationen), während in dem Kapitel Tiergeographie A. Brauer, unter Zugrundelegung hauptsächlich der Säuger als der am besten bekannten Klasse, die drei großen Reiche der Landfauna (Notogaea, Neogaea, Arctogaea) mit ihren verschiedenen Regionen, und alsdann die beiden großen Gruppen der Meerestiere (Bodentiere „Benthal", und vom Boden unabhängige Tiere, „Pelagial") in der Art ihrer Verbreitung und Abhängigkeit von der Umgebung schildert.

Die Darstellung des dritten großen Gebietes, der Paläontologie, haben O. Abel und W. J. Jongmans übernommen, in der Weise, dass Abel in einem Kapitel Paläontologie und Paläozoologie, also die allgemeinen Fragen und die Tiere, Jongmans in einem zweiten Kapitel die Paläobotanik behandelt. Einen besonderen Genuss gewährt der Aufsatz von Abel, der so recht geeignet erscheint, für die Wissenschaft der Paläontologie im besten Sinne Propaganda zu machen. In der Darstellung der Geschichte und Entwickelung der Paläontologie, die den ersten Abschnitt bildet, fesselt gleich zu Beginn der Hinweis auf die Rolle, die fossile Tiere im Volksglauben und in den Sagen der Vorzeit und der Gegenwart gespielt haben. Zu allen Zeiten haben sie den Anlass zu den wunderlichsten Deutungen und zur Bildung von Sagen und Legenden gegeben; für die homerische Polyphem-Sage, die Sagen von Riesen, Einhörnern, Basilisken, Drachen und Lindwürmern nimmt Abel fossile Funde als die realen Grundlagen in Anspruch. Von nicht minder großem Reiz ist die weitere geschichtliche Darstellung, die in lebendiger Weise nicht nur die Großtaten auf paläontologischem Gebiet schildert, sondern auch zeigt, wie viel auf diesem Gebiete auch gesündigt worden ist. Auch der zweite große Abschnitt („Die Paläozoologie") verzichtet durchaus darauf, etwa eine spezielle Schilderung der fossilen Tierformen zu geben, und behandelt dafür allgemeine Fragen, die sich auf die Lehre von den ausgestorbenen Tierformen beziehen: das Quellenmaterial, die Entdeckung von Fossilresten, die zweckmäßige Ausbeutung von Lagern fossiler Tierreste, wissenschaftliche Sammelexpeditionen, die Anlage paläontologischer Sammlungen, die wissenschaftliche Bearbeitung fossiler Tierreste, den „revolutionären" Einfluss der Paläozoologie auf die Systematik, die Popularisierung der Paläozoologie in Schrift und Bild. In ausgezeichneter Weise wendet sich Abel gegen den Dilettantismus, der auf paläontologischem Gebiet unheilvoll wirksam gewesen ist, und betont immer wieder, dass der Paläontolog vor allem zoologisch, speziell vergleichend-anatomisch vorgebildet sein müsse, dass die Paläozoologie eine biologische Wissenschaft

ist, deren Beherrschung spezielle Vorkenntnisse erfordert. Es ist mit Bestimmtheit zu hoffen, dass, je mehr dieser Standpunkt, den Abel ja in einem vortrefflichen Spezialwerk besonders vertreten hat, wieder Geltung gewinnt, um so mehr auch Paläontologie und Biologie (oder Paläontologie und „Neontologie", wie Ref. die Wissenschaft von den lebenden Organismen ganz allgemein zu nennen vorgeschlagen hat) die gegenseitige Fühlung wieder gewinnen werden, die sie eine Zeitlang verloren hatten. Den Worten Abels über die Popularisierung der Paläozoologie und ihre bedenklichen Formen wird man nur aus voller Überzeugung zustimmen können.

Über die Bestrebungen und Leistungen auf dem Gebiete der Paläobotanik berichtet W. J. Jongmans. Nach einer allgemein orientierenden Einleitung schildert er die Flora der verschiedenen geologischen Formationen und gibt damit einen Überblick über die Geschichte des Pflanzenreiches, soweit es eben aus den vorhandenen Funden möglich ist, eine solche zu geben, Aber auch auf das, was wir nicht wissen und vielleicht nie wissen werden, wird hingewiesen.

Die drei letzten Kapitel endlich sind der Stammesgeschichte, der „Phylogenie" der Organismen gewidmet. Ein allgemeines Kapitel konnte hier entbehrt werden, da es wohl nur Wiederholungen des bereits Gesagten hätte enthalten können. So behandeln denn R. v. Wettstein: Phylogenie der Pflanzen, K. Heider: Phylogenie der Wirbellosen, J. E. V. Boas: Phylogenie der Wirbeltiere. Es liegt auf der Hand, dass hier, wo es sich um ganz spezielle Fragen und ein ungeheures Stoffgebiet handelt, auch eine gewisse Summe spezieller Tatsachen, die in früheren Bänden des großen Werkes erörtert worden sind, als bekannt vorausgesetzt wird, und dass die persönlichen Anschauungen der Verfasser mehr als in manchen anderen Kapiteln zur Geltung kommen. Aber auch hier fehlt es nicht an Hinweisen auf anders lautende Anschauungen, und es ist bewundernswürdig, wie die Verfasser sich mit der ungeheuer schwierigen Aufgabe, gerade diese Gebiete dem Nichtfachmann in verständlicher und doch wissenschaftlicher Weise zu erschließen, abgefunden haben.

So ist auch dieser Band des großen Unternehmens eine außerordentlich wertvolle Erscheinung, und man wird ihn nicht aus der Hand legen können, ohne eine Empfindung berechtigter Freude über die rastlose und erfolgreiche Arbeit, mit der der Mensch in die Tiefen der Natur einzudringen bemüht ist, zugleich aber auch über ein Unternehmen, das mit solchem Erfolge und in so vortrefflicher Weise die Ergebnisse dieser Forschung weiteren Kreisen zugänglich zu machen bestrebt ist. Die deutsche Wissenschaft darf darauf stolz sein. **E. Gaupp.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. Dezember 1914. № 12.

Inhalt: Dickel, Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene (Schluss). — Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben. — Poincaré, Letzte Gedanken. — Schmidt und Thesing, Biologen-Kalender. — Register.

Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

Von **Otto Dickel**, Augsburg.

(Schluss.)

Es ist eine ganze Reihe von Erklärungsversuchen aufgestellt worden. Die bemerkenswertesten mögen des historischen Interesses wegen hier folgen:

v. Siebold, der die größte Zahl der Missbildungen untersucht und auch den Engster'schen Stock angekauft hat, stellte die Hypothese auf, dass sich ein Ei dann zum Zwitter entwickele, wenn zu wenige, etwa nur ein Samenfaden eingedrungen sei.

v. Berlepsch sprach die Vermutung aus, dass die Samenfäden nicht vollkommen ins Ei eindringen könnten, nicht imstande wären, sich im Dotter aufzulösen und dadurch ihre befruchtende Kraft zu entfalten.

Kleine sucht die Ursache in der Königin. Er nimmt einen Fehler des Eiergangs an, der eine rechtzeitige Eiablage verhindere. Unter solchen Umständen entwickeln sich die Eier schon im Uterus und werden erst nachträglich befruchtet.

Leuckart widerlegte diese Annahme mit dem Hinweis, dass es weder erwiesen noch wahrscheinlich sei, dass ein Ei, welches schon bis zu einem gewissen Grade entwickelt sei, noch nachträg-

lich befruchtet werden könne. „Wir kennen nur eine Befruchtung vor der Entwickelung und haben keinen Grund, den etwa nachträglich eintretenden Samenfäden irgendeinen Einfluss auf die Entwickelung zu vindizieren.“ Ein Fehler des Eiergangs müsste außerdem auf jedes Ei, nicht nur einen Teil derselben einwirken. Seine eigene Ansicht ging dahin, dass die Flüssigkeit, die vom Receptaculum und seinen Anhangsdrüsen ausgeschieden wird, die Samen am Leben und zeugungskräftig erhält. Durch abnorme Verhältnisse dieser Drüsen soll das Sekret unfähig werden, die Integrität des Spermas zu erhalten.

Dzierzon sucht die Schuld in den Eikeimen und ihrer vollkommeneren resp. unvollkommeneren Organisation.

F. Dickel glaubt, dass die gleichzeitige Zufuhr vom männchen- und weibchenbildenden Sekret die Ursache sei. Für den Engster'schen Bienenstock ist diese Ansicht unhaltbar, weil die Eigenschaft, Missbildungen zu erzeugen, erblich war. Unter einigen ihrer Töchter, die normal waren, erzeugte die Engster'sche Königin eine, die in gleicher Weise Zwitter im Wechsel mit normalen Bienen hervorbrachte.

Auf die neueste, von Boveri (1902) aufgestellte Hypothese muss ich etwas näher eingehen. Boveri stützt sich auf seine Untersuchungen über mehrpolige Mitosen. Er glaubt, dass aus irgendwelchen Gründen die ersten Furchungsteilungen schon vor der Befruchtung vor sich gegangen seien und dass dann der Spermakern mit einem Furchungskern kopuliere, oder bei der vorhandenen Polyspermie mit mehreren Furchungskernen eine Verschmelzung der männlichen Pronuklei eintreten könne. „So würden die mannigfachsten Mischungen männlicher und weiblicher Charaktere entstehen können, wie sie in der Tat beobachtet worden sind.“

Eine direkte Widerlegung dieser Hypothese ist nicht möglich, weil sie sich auf Vorgänge stützt, die sich der Beobachtung entziehen. Wohl aber kann eine Reihe von Gründen angeführt werden, die sie sehr unwahrscheinlich machen. Zunächst sind die Untersuchungsobjekte ganz verschieden. Die Eier Boveri's befanden sich in ganz abnormen Zuständen und gingen nicht über die ersten Entwickelungsstadien hinaus. Dagegen entwickelten sich die betreffenden Bieneneier stets zum Imago und wären zum Teil wahrscheinlich längere Zeit lebensfähig gewesen, wenn sie nicht von ihren wohlgebauten Schwestern frühzeitig getötet worden wären. Weiterhin widerspricht eine Befruchtung mehrerer Furchungskerne den Befunden Nachtsheim's. Er fand, dass die überzähligen Spermatozoen unter dem dominierenden Einfluss der kopulierten Vorkerne zugrunde gehen. Es ist nicht einzusehen, warum die Verschmelzung eines Furchungskerns mit dem Spermakern am gleichen Objekte nicht die gleiche Dominanz hervorrufen sollte. Einen sehr

wesentlichen Einwand ermöglichen die Befunde R. Hertwig's an Froscheiern: „Der zweite Richtungskörper wird hier nicht im Uterus gebildet, selbst nicht bei einem Verweilen von über 100 Stunden; er wird erst gebildet, wenn die Eier ins Wasser gelangen und zwar, wie schon früher wiederholt festgestellt worden ist, bei unbefruchteten Eiern stark verspätet, 6—7 Stunden nach der Entleerung." Der Einwand, dass die bei den Bienen bestehende Parthenogenese eine solche Möglichkeit wohl annehmen lasse, kann nicht aufrecht erhalten bleiben. Durch eigene Versuche habe ich die, bis jetzt ja auch unbestrittene, Beobachtung meines Vaters voll bestätigen können, dass die Bieneneier sich nur unter dem Einfluss der Arbeitsbienen entwickeln. Ich lasse es hier völlig dahingestellt, ob dieser Einfluss entwickelungsanregend und geschlechtsbestimmend, wie mein Vater annimmt, oder lediglich feuchtigkeitsregulierend, wie Petrunkewitsch meint und wie es bei den Froscheiern zu sein scheint, mit andern Worten chemischer oder physikalischer Natur ist. Es steht fest, dass Eier, mögen sie von einer begatteten oder unbegatteten Königin, oder einer Arbeitsbiene herrühren, sich nie über das Stadium der ersten Richtungsspindel hinaus entwickeln, wenn den Arbeitsbienen durch ein Gazenetz die Pflege unmöglich gemacht wird. Wenn die Annahme Boveri's richtig wäre, dann müsste Eireifung und Furchung schon im Ovar vor sich gehen, wie der regelmäßige Brutsatz beweist. Wäre dieser lückenhaft und ungleichmäßig, dann könnte ja eine Entwickelung im Uterus angenommen werden. Das ist aber nicht der Fall, wie v. Siebold ausdrücklich hervorhebt. Unerklärt bliebe nach Boveri's Hypothese das oben erwähnte regelmäßige Auftreten von echten Drohnen mitten unter den Zwittern und echten Arbeitern. Ebensowenig wird sie dem mitgeteilten Befunde gerecht, dass zwar häufig Eileiter vorhanden waren, aber niemals Eier, während die ausgebildeten Hoden stets Sperma enthielten. Nach der Boveri'schen Anschauung wäre das Gegenteil zu erwarten, da ja die mehrfache Befruchtung die Entwickelung des männlichen Geschlechts unterdrücken, des weiblichen begünstigen müsste.

Unter diesen Umständen wird man versuchen müssen, entweder die Boveri'sche Annahme besser zu stützen oder durch eine bessere zu ersetzen. Letzteren Versuch werde ich auf Grund der Erscheinungen bei ovarialer Überreife im Verein mit noch Mitzuteilendem weiter unten versuchen.

In dem bisher Erwähnten habe ich eine Reihe von Tatsachen zusammengetragen, die mit der Ansicht, die Befruchtung bestimme das Geschlecht, in unüberbrückbarem Gegensatze stehen. Ich bin also berechtigt zu sagen, in ihrer gegenwärtigen Fassung besteht die Dzierzon'sche Theorie nicht zu recht. Richtig an ihr ist, dass aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entstehen, richtig ist auch, dass die zu ge-

wissen Jahreszeiten in Drohnenzellen abgesetzten Eier der normalen, begatteten Königin unbefruchtet sind. Falsch aber ist die Behauptung, dass sich Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern entwickeln. Vielmehr ist es Regel, dass zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Stockzuständen auch die Drohnen ihre Entstehung aus befruchteten Eiern nehmen.

Nur unter ganz abnormen Verhältnissen schreiten auch Arbeitsbienen zur Eiablage. Ihre Befähigung hierzu ist wohl in der stammesgeschichtlichen Entwickelung zu suchen. Die äußerlich sichtbare Bedingung ist die starke nachträgliche Entwickelung des normaliter verkümmerten Ovars, dessen Ausbildung im Larven- und Nymphenzustand so stark verzögert worden ist, dass sie bis zum Eintritt des Imaginalstadiums nicht vollendet werden konnte. Deshalb die Arbeitsbienen als verkümmerte Weibchen anzusprechen ist, darüber sind alle Forscher einig, nicht angängig. Sie besitzen eine Reihe von Organen, die der Königin fehlen: Z. B. die Organe der Wachsausscheidung, die Sammeleinrichtungen für Honig und Pollen, den wohlentwickelten Rüssel, dessen geringe Ausbildung die Königin zur selbständigen Nahrungsaufnahme unfähig macht, hochentwickelte Sinnesorgane und ein Ganglienhirn auf entsprechender Stufe, sowie Drüsensysteme, die den Geschlechtstieren teils ganz fehlen, teils bei ihnen nur mangelhaft entwickelt sind. Ob die Ausbildung dieser zahlreichen Organe und die Rückbildung der Keimdrüsen in korrelativem Zusammenhang stehen, kann an dieser Stelle nicht untersucht werden. Hier genügt die Feststellung, dass die indifferenten Geschlechtsdrüsen der Arbeiterlarven, wie R. Hertwig von manchen Froschrassen sagt, „Ovarien sind, welche sich von normalen Ovarien insofern unterscheiden, dass sie: 1. sehr langsam heranreifen, oder mit anderen Worten, eine Entwickelungshemmung erfahren haben, dass sie 2. zum Teil sich nachträglich in Hoden umwandeln" (R. Hertwig, 1912), in unserem Falle sich wenigstens umwandeln können.

III. Was ist die Ursache der geschlechtlichen Differenzierung der indifferenten Formen?

Nachdem durch meine Darlegungen der Beweis erbracht ist, dass die Arbeiterlarven intermediäre Formen darstellen und damit ein nicht umzudeutendes Beispiel epigamer Geschlechtsbestimmung bilden, drängen sich zwei Fragen auf: Stehen die Bienen in dieser Hinsicht vereinzelt da? und: Welche Ursachen bewirken die sexuelle Differenzierung?

Die erste Frage wird zum Teil durch R. Hertwig's Befunde beantwortet. R. Hertwig untersuchte den Einfluss der äußeren Faktoren auf die Geschlechtsentwickelung bei den Fröschen. Er stieß dabei auf eine sehr merkwürdige Erscheinung. Ein Teil seiner

Kulturen zeigte schon auf sehr frühen Stadien deutlich geschlechtlich differenzierte Formen, nämlich Männchen mit typischem Hoden und Weibchen mit typischem Ovar. Bei anderen Kulturen dagegen zeigten die Froschlarven und ausmetamorphosierten Tiere, ja sogar zweijährige Frösche Geschlechtsdrüsen, die als unansehnliche Stränge der Niere auflagen. Durch seine rosenkranzähnliche Anschwellungen macht ein solcher Strang den Eindruck eines auf frühem Stadium befindlichen Ovars. In diesen Kulturen waren meist auch Larven mit deutlich ausgeprägtem Hoden resp. Ovar, doch überwogen die erwähnten Formen. Ihre Klassifizierung erwies sich als unmöglich, denn sie stellen völlig indifferente Geschlechtsdrüsen vor.

Hertwig konnte weiterhin feststellen, dass es Weibchen gab, die, mit gewissen Männchen gepaart, bisexuelle Formen ergaben, mit anderen dagegen indifferente Nachkommen hervorbrachten. Ebenso beobachtete er Männchen, die mit gewissen Weibchen sexuelle, mit anderen indifferente Tiere erzeugten. Ob der männliche oder weibliche Einfluss aufs Geschlecht größer ist, ließ sich nicht entscheiden. Trafen indifferente Weibchen mit ebensolchen Männchen zusammen, so entstanden entweder indifferente, oder auch rein weibliche Larven.

Von ganz hervorragender Bedeutung für das künftige Geschlecht war die Temperatur. Durch Kälte wurde die Ausbildung der Geschlechtsorgane gehemmt, also die Indifferenz gefördert. Außerdem war das Überwiegen der Männchen in Kältekulturen auffallend. Bemerkenswert ist, dass daran nicht die größere Mortalität der Weibchen schuld war. Das bewiesen die mikroskopischen Untersuchungen, die in außerordentlicher Häufigkeit den Übergang von Ovarien in Hoden zeigten, welch letztere durch eine auffallend starke Pigmentierung ausgezeichnet waren. Diese Befunde Hertwig's bieten somit ein sicher bewiesenes Beispiel epigamer Geschlechtsbestimmung.

Die Auffassung, dass der Embryo namentlich bei Säugetieren und Mensch zunächst geschlechtlich indifferent angelegt ist, und erst unter dem Einfluss der Mutter sich zum Männchen oder Weibchen entwickelt, war früher weit verbreitet. Im Gegensatze hierzu wird die Möglichkeit einer solchen epigamen Geschlechtsbestimmung zurzeit von den meisten Forschern abgelehnt. Die Ursache ist in dem Einfluss der zytologischen Ergebnisse zu suchen, insbesondere der Entdeckung des sogen. Geschlechts- oder x-Chromosoms. Dadurch ist die Theorie der syngamen Bestimmung, d. h. der Bestimmung des Geschlechts durch den Akt der Befruchtung zur herrschenden geworden, obwohl ein exakter Beweis noch für kein Objekt erbracht worden ist. Das geht am deutlichsten daraus hervor, dass sehr gründliche Kenner der gesamten Materie wie Haecker (1907), Morgan (1909), Montgomery (1910, 1911), Woltereck

(1911). Buchner (1910)[4]) dem x-Chromosom die geschlechtsbestimmende Bedeutung absprechen. Besonders scharf wendet sich letztgenannter Autor gegen die Heterochromosomenlehre mit den Worten: „Solche Betrachtungen überzeugen, dass von einer geschlechtsbestimmenden Wirkung (der Heterochromosomen O. D.) nicht die Rede sein kann; dass die ungleiche Verteilung des Heterochromosoms und die zwei Spermiensorten mit der geschlechtlichen Differenzierung aber überhaupt nichts zu tun haben, ist damit keineswegs gesagt. Dass beide Dinge irgendwie zusammenhängen, kann natürlich, besonders nach den neueren Untersuchungen an Aphiden und *Phylloxera* nicht mehr bestritten werden. Den die Differenzierung verschuldenden Faktor brauchen sie deshalb noch lange nicht darzustellen, sie können ebensogut die Folge der geschlechtlichen Trennung sein, d. h. irgendeiner in dieser begründeten, in beiden Fällen verschiedenen Funktion."

Mit diesen Ausführungen habe ich die Frage gestreift, welcher Art die geschlechtsbestimmenden Ursachen im Tierreich überhaupt sind. Es würde aus dem Rahmen der vorliegenden Abhandlung fallen, darauf näher einzugehen. Ich kann um so leichter darauf verzichten, als eine Reihe zusammenfassender und übersichtlicher Arbeiten über dieses Gebiet erschienen sind: Cuénot (1899), R. Hertwig (1912), Schleip (1913), ferner auch Goldschmidt (1911) und Häcker (1912). Es mögen daher an dieser Stelle nur folgende Forschungsergebnisse gestreift werden.

Helen King (1910, 1911) untersuchte die Frage, ob chemische Einflüsse, die während der Befruchtung statthaben, auf die Geschlechtsbildung nach der einen oder anderen Richtung hin modifizierend wirken können. Sie erhielt dabei sehr interessante positive Ergebnisse. Ihr Objekt war *Bufo lentiginosus*, eine amerikanische Kröte. Wenn sie Eier in Wasser, das mit 0,0025—0,01 % Essigsäure, oder mit 0,01 % Salzsäure angesäuert war, bei einer Einwirkungsdauer von einer halben Stunde befruchtete, so verschob sich das Sexualitätsverhältnis außerordentlich zugunsten der Männchen. Umgekehrt bewirkte die Anwendung von hypertonischen Lösungen (2,5 % Salzlösung oder 2,5 % Zuckerlösung) bei einer Einwirkung von 10 Minuten, dass das Geschlechtsverhältnis stark zugunsten der Weibchen verschoben war. Das gleiche Resultat erhielt sie bei Trockenbefruchtung.

Am eingehendsten wurden die Ursachen der Geschlechtsbestimmung und die mit ihr untrennbar verbundene Frage der Heterogonie der Cladoceren (Schmankewitsch [1875], Kurz [1876],

4) In neuerer Zeit macht sich ein Umschwung dieser Meinungen bemerkbar. Morgan nimmt in seinen neueren Arbeiten eine geschlechtsbestimmende Wirkung des Heterochromosoms an, und wie Herr Geheimrat v. Hertwig die Liebenswürdigkeit hatte, mir mitzuteilen, hat auch Buchner seine Ansicht geändert.

Weismann [1876—1879], Kehervé [1892, 1895], Kuttner [1911], Isakowitsch [1907, 1908], Papanicolau [1910, 1911], Woltereck [1909, 1911], bei Rotatorien von Maupas [1891], Nussbaum [1897], Lauterborn [1898], Leussen [1898], Punnett [1906], Whitney [1909, 1910], Shull [1910, 1911] und bei Aphiden von Kyber [1815], Boiteau [1885], Keller [1887], Slingerland [1893], Davis [1909], Mordwilko [1907], Morgan [1909], Tannreuther [1907], Hunter [1910] und v. Baehr [1909]) untersucht. So zahlreich die Studien auch sein mögen, so wenig einheitlich ist ihr Ergebnis. Während viele Forscher, namentlich die älteren, hauptsächlich der Nahrung und Temperatur einen sehr hohen Einfluss zuschrieben, kamen andere, besonders Weismann und seine Schüler, zu dem Ergebnis, dass die Entstehung der bisexuellen Formen auf rein innere, selektiv erworbene Vererbungsanlagen zurückzuführen ist, während die neuesten Forschungen den mittleren Weg als den gangbarsten zeigen. Der größte Teil der jüngsten Untersuchungen scheint dafür zu sprechen, dass die innere Tendenz zur Sexualität durch äußere Einflüsse bald stärker, bald schwächer beeinflusst werden kann. Bei den Cladoceren scheinen dabei Nahrung und Temperatur, bei den Rotatorien chemische Änderungen des Milieus besonders wirksam zu sein. Auf Veränderungen solcher Art reagieren aber sowohl die verschiedenen Rassen, als die verschiedenen Altersstufen verschieden. Bei verschiedenen Objekten hat sich herausgestellt, dass die ersten Stadien eine so starke Tendenz zur parthenogenetischen Weibchenform besitzen, dass äußere Einflüsse ganz unwirksam bleiben, dass die folgenden Generationen ein sehr labiles Verhalten zeigen, während die späteren Generationen ausgesprochene Tendenz zur Bildung der bisexuellen Formen besitzen. Bei den Aphiden liegen die Verhältnisse trotz des umfangreichsten Materials noch am unklarsten. Von besonderem Interesse scheint mir die Mitteilung von v. Baehr zu sein. Er untersuchte von diesem Gesichtspunkte aus *Schizoneura lanigera*. Er glaubt, dass die Reize, die zur Erzeugung der bisexuellen Formen führen, in kausalem Zusammenhang mit der Ausbildung, der Sinnesorgane, Flügel, Muskulatur u. s. w. der Mutter stehen. Diese Reize sind so stark, dass sie die Degeneration der schon ziemlich weit entwickelten parthenogenetischen Eiröhren und die Ausbildung der Befruchtung erfordernden Ovarien veranlassen.

Woltereck (1911) hat auf Grund seiner Cladocerenstudien den Versuch gemacht, die Frage der Geschlechtsbestimmung theoretisch zu lösen. Er nimmt die Einwirkung von geschlechtsbildenden Substanzen an und unterscheidet eine weibchen- und eine männchenbildende Substanz, zu denen sich noch eine dritte, an die männchenbestimmende gebundene gesellt, die die Entstehung der Dauereier zur Folge hat. Die Substanzen sind als Fermente zu denken, deren

Bildung wieder die von Profermenten vorausgeht. Woltereck stellt damit ein zum Teil sehr kompliziertes Hypothesengebäude auf, das aber in seinen Grundlagen, nämlich der Annahme von geschlechtsbildenden Substanzen große Beachtung verdient. Die Befunde im Bienenstock werden das beweisen.

Die Geschlechtsbestimmung bei der Biene ist einer biologischen Analyse weit günstiger als bei den angeführten Tierarten. Das ist vor allem in der verschiedenen Gestaltung und Größe der Brutzellen bedingt, die von vornherein Auskunft über das künftige Geschlecht der indifferenten Arbeiterlarve geben. Ich rekapituliere: Arbeiterlarven, die in Drohnenzellen gebracht werden, ergeben Drohnen, Arbeiterlarven in Weiselzellen übertragen ergeben Königinnen. Das Alter der übertragenen Larven spielt nur insofern eine Rolle, als es viel schwieriger ist ältere, also größere Larven sachgemäß zu übertragen, d. h. wieder in die richtige Lage zu bringen, wie junge, also kleinere. Welche Einflüsse treten hier in Aktion?

Ein vielfach herangezogener Erklärungsfaktor, die Temperatur, scheidet von vornherein vollständig aus. Ist diese im Bienenvolk an und für sich nur geringen Schwankungen ausgesetzt, so experimentieren wir ja außerdem im gleichen Stock, also unter völlig gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen.

Da ferner die Larven sich die Nahrung nicht selber holen können, sondern auf das von den Arbeitsbienen herbeigebrachte Futter angewiesen sind, müssen die geschlechtsbestimmenden Einflüsse mittelbar oder unmittelbar von diesen ausgehen. Sie könnten mittelbar dadurch Änderungen herbeiführen, dass sie bald reichlicher, bald spärlicher füttern. Es liegt ja am nächsten, in der Nahrungsmenge einen wichtigen Faktor zu sehen. Das gilt ganz besonders von der Bildung der weiblichen Geschlechtsform, und alle mir bekannte Autoren mit Ausnahme von F. Dickel erklären das Entstehen der Königin, namentlich aber der Nachschaffungskönigin durch reichlichere Nahrungszufuhr, durch die das körperliche Wachstum und damit zugleich das Wachstum und die Ausbildung der Geschlechtsorgane befördert werden soll. Diese Auffassung ist sicher falsch. Reichliche oder weniger reichliche Nahrung kann bei der Biene ebensowenig wie bei allen von diesem Gesichtspunkt aus untersuchten Tieren das Geschlecht ändern. Nahrungsmangel erzeugt kümmerliche, schwächliche Formen, Nahrungsreichtum kräftige, schöne Tiere, ohne den sexuellen Habitus im geringsten zu ändern.

Einen der interessantesten Versuche zur Entscheidung dieser Frage hat Bessels (1868) angestellt. Er nahm ein Stück von einer Bruttafel mit frisch ausgekrochenen Larven und setzte es in eine Art von Brutmaschine, in der die für die Bienen normale Temperatur herrschte. Nachdem die Larven den Futterbrei auf-

gebraucht hatten, wartete er 4—5 Stunden und brachte das Wabenstück wieder ins Volk zurück. Die Larven wurden alsbald von den Bienen wieder gefüttert, und wenn sich eine gewisse Menge von Futterbrei wieder gesammelt hatte, brachte er das Wabenstück neuerdings in die Brutmaschine. Das wiederholte er 6 Tage lang. Dann überließ er den Bienen die weitere Aufzucht. Ein großer Teil der Larven starb ab, doch wurden 29 Zellen gedeckelt, und von diesen liefen 19 aus. Sie alle waren verkümmerte Arbeitsbienen. Die kleinsten von ihnen hatten etwa die Größe einer Stubenfliege.

Weitere sehr interessante Versuche dieser Art sind von verschiedenen Bienenzüchtern angestellt worden. Wenn einem Volke bei der Entweiselung zugleich alle Eier und junge Brut weggenommen werden, so errichten sie auch noch über Larven, die kurz vor der Verdeckelung stehen, also schon ausgewachsen sind, Weiselzellen, die aber dem Alter der Larven entsprechend alsbald gedeckelt werden, und deshalb zwar die typische Form von Weiselzellen besitzen, aber sehr klein und unansehnlich sind. Die ausschlüpfenden Tiere sind echte Königinnen, aber nicht größer wie Arbeitsbienen. Der Mangel an Nahrung hat also die Umbildung zum weiblichen Geschlechtstier nicht hindern können, sondern nur bewirkt, dass eine schwächliche, kleine, und wie ferner festgestellt werden konnte, weniger fruchtbare Zwergkönigin entstanden ist. Daraus ergibt sich aber zugleich, dass nicht reichliche Fütterung die Umwandlung der Arbeiterlarve zur Nachschaffungskönigin veranlasst, sondern ein anderer Faktor.

Bekannt ist auch die Erscheinung, dass die Drohnen, die gelegentlich in Arbeiterzellen entstehen, wesentlich kleiner sind wie die normalen, weil ihnen, der Zellengröße entsprechend, nur geringere Futtermengen gereicht werden konnten. Niemals aber entstehen unter solchen Umständen Zwitterformen. Wir sind daher berechtigt zu sagen: Reichliche oder spärliche Nahrung ist bei den Bienen ohne jeden Einfluss auf die Ausbildung des Geschlechts.

Auch von anderen Insekten ist das nachgewiesen. Ich erwähne hier die Versuche von Fabre (1899), der seine Osmien veranlasste, in Schneckenhäuser zu bauen. Die Regel, dass zuerst die weiblichen, dann die männlichen Eier abgesetzt wurden, wurde auch in diesen Fällen eingehalten. Jetzt lagen aber die Männchen in den größten, dem Ausgang der Schneckenschale zunächst gelegenen Zellen. Sie zeichneten sich, der reichlicheren Nahrung entsprechend, durch besondere Größe aus.

Auch mag hier die Beobachtung von Morgan (1909) an *Phylloxera fallax* Erwähnung finden. Die Stammutter dieser Art bringt, sobald die Ernährungsbedingungen ungünstig werden, zwerghafte Kümmerformen hervor, die aber weiblichen Geschlechts sind.

Auch hier bewirkt also ungünstige Ernährung nicht das Entstehen des männlichen Geschlechts, sondern nur eine Verkrüppelung des Tieres.

Eine biologische Analyse der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene wurde durch folgende Versuche angebahnt, die meines Wissens erstmals von meinem Vater, später von mir wiederholt angestellt worden sind und jetzt in die Praxis der modernen Weiselzucht übergegangen sind. Dabei haben sie den Vorzug, dass sie auch von Ungeübten bei einiger Vorsicht ausgeführt und nachkontrolliert werden können.

Wir entnahmen einer Weiselzelle vermittels eines feinen Pinsels den Futterbrei und betupften damit beliebige Zellen einer Wabe. Dabei wurde die Anordnung getroffen, Zellen in regelmäßigen Abständen auszuwählen, so dass sie in ihrer Gesamtheit geometrische Figuren: Gerade, Dreiecke, Polygone u. s. w. bildeten. Die so vorbereitete Wabe wurde einem weisellos gemachten Volke eingehängt. Schon am nächsten Tage waren an diesen Stellen Weiselnäpfchen angelegt, die betupften Zellen also unter der Wirkung des königlichen Futtersaftes umgebaut. In dieser Weise wurde auf manchen Waben eine so starke Häufung, von in bestimmter Weise angeordneten Näpfchen erzielt, dass die Wirkung eines Zufalls ganz ausgeschlossen ist, abgesehen von der häufigen Nachprüfung. In der Schwarmzeit ist Weisellosigkeit nicht erforderlich. Auch in diesem Fall fiel der Versuch immer positiv aus. Grundbedingung ist, dass der übertragene Futtersaft nur den Boden der ausgewählten Zellen bedeckt und nicht an die Zellwände geschmiert wird. In diesem Falle wird er von den Bienen aufgesogen. Daher empfiehlt es sich, zu dem Experimente halb ausgebaute Waben zu verwenden oder aber die Zellen der ausgebauten um die Hälfte oder mehr mittels eines scharfen Messers zu kürzen. Auch ist es gleichgültig, ob Arbeiter oder Drohnenzellen imprägniert werden. Selbstverständlich muss etwa vorhandener Futterbrei vorher sorgfältig entfernt werden.

Bei der häufigen Wiederholung stellte sich weiter folgendes heraus: Wenn die Zahl der betupften Zellen als Normalzahl angenommen wird, betrug die Zahl der Weiselnäpfchen und der Zellen, an denen wenigstens Umbauversuche zu bemerken waren, bis zu 100%. In anderen Fällen war sie unter gleichen Witterungs- und Trachtverhältnissen bedeutend geringer. Auch machte sich eine gewisse Gesetzmäßigkeit im Nachlassen der Reizwirkung bemerkbar. Die Zellen, die zuerst mit dem, derselben Weiselwiege entnommenen Futtersaft imprägniert wurden, wurden fast ausnahmslos umgewandelt, während die zuletzt behandelten bisweilen gar nicht umgebaut wurden. Weiterhin zeigte sich, dass der Futtersaft aus Weiselzellen mit ganz jungen Larven wirkungsvoller war als solcher

von nahezu ausgewachsenen. Ein vollkommenes Fehlschlagen des Versuches konnte ich aber auch in diesem Falle niemals feststellen.

Das führte zu einer genauen Untersuchung des Futterbreies und es stellte sich heraus, dass dieser keine homogene Masse bildet, sondern sich aus zwei Substanzen zusammensetzt, einer körnigen, breiigen, konsistenteren Grundsubstanz und einer ölig-flüssigen. Auf jüngeren Stadien, namentlich bei ganz frisch ausgeschlüpften Lärvchen, ließ sich deutlich eine Schichtung erkennen. Der flüssige Teil ist dem konsistenteren aufgelagert, geht aber alsbald in letzteren über, wird scheinbar von ihm aufgesogen, so dass auf fortgeschrittenem Larvenstadium nur ein scheinbar homogener Brei vorhanden ist. Ich will die Grundmasse als Chylussschicht, die ölig-flüssige als Sekretschicht bezeichnen.

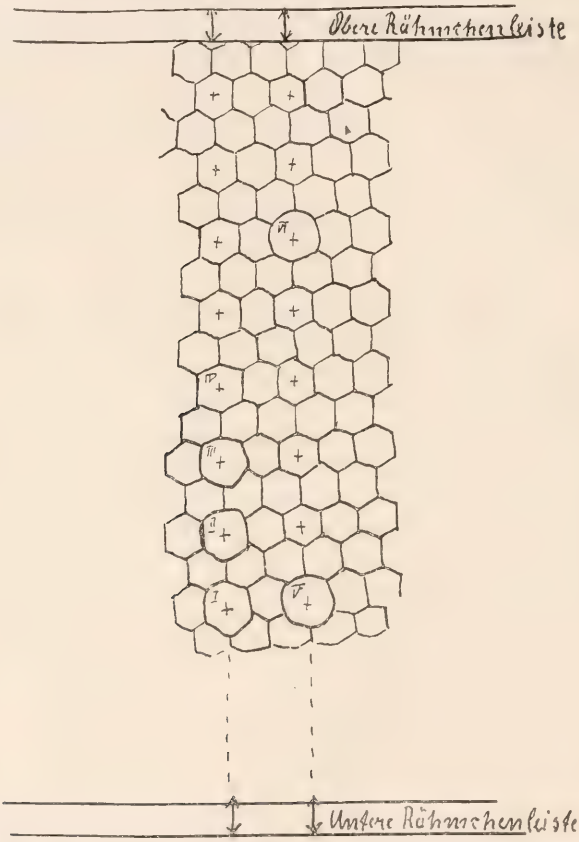
Sehr sorgfältige Versuche ergaben, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die Sekretschicht das wirksame Agens darstellte, das den Reiz zum Umbau auslöste.

Auch in Arbeiterzellen, ebenso in Drohnenzellen, lässt der Futterbrei seine Doppelnatur erkennen. Die ganz jungen Lärvchen schwimmen förmlich eine Zeitlang in der Sekretschicht. Ist nun die Vermutung, dass sie durch ihren spezifischen Charakter, sei es durch Geruchs- oder unbekannte Reflexwirkung den entsprechenden Baureiz auslöst, richtig, so müssen auch Arbeiterzellen, die mit Drohnenfuttersaft in der beschriebenen Weise behandelt werden, zu Drohnenzellen umgebaut werden. Das ist nun in der Tat der Fall, der Zellenart entsprechend natürlich weniger auffallend als bei Königinzellen. Berücksichtigt muss stets werden, dass rein mechanische Hindernisse eine Umwandlung unmöglich machen können. Das ist namentlich bei alten, oft bebrüteten Waben der Fall, wo infolge der Anhäufung der unter dem Namen Nymphenhäutchen bekannten Kokons die Zellwände ihre Elastizität einbüßen. Schneidet man dagegen eine Wabe halbkreisförmig zu und imprägniert die angeschnittenen Randzellen, so erfolgt mit Sicherheit ihre Umwandlung. Dieser Versuch ist aber keineswegs beweisend. Ich habe schon darauf hingewiesen, dass die Bienen im Sommer jede Möglichkeit zur Errichtung von Drohnenzellen benutzen, weil sie im modernen Kunstwabenbetrieb in der Befriedigung dieses natürlichen Instinktes stark beeinträchtigt sind.

Um so beweisender ist der folgende Versuch: Ich schicke voraus, dass derselbe unter den denkbar schlechtesten äußeren Bedingungen ausgeführt wurde. Die nasskalte Witterung, wie sie in den ersten Maitagen herrschte, lähmte jede Bautätigkeit. Darauf ist es zurückzuführen, dass er nicht in vollem Umfang gelungen ist, sondern nur zum Teil, der aber zum Beweise vollauf genügt. Ich konnte auf die Witterungsverhältnisse deshalb keine Rücksicht nehmen, weil mir daran lag, das in Fig. 1 zum Teil abgebildete

Präparat gleichzeitig mit meinem Manuskript Herrn Geheimrat v. Hertwig einsenden zu können. Ich beschränke mich auf die Darstellung der mit Drohnenfuttersaft behandelten Wabenseite.

Auf der oberen Rähmchenleiste wurde mittels Tinte eine Stelle markiert und von ihr durch eine Zellenbreite geschieden eine zweite Stelle. Unter Zuhilfenahme eines Lineals, das in der Richtung auf



Jungfernwabe mit Arbeiterzellen. Die mit + versehenen Zellen werden mit Drohnenfuttersaft betupft. Zelle *I—VI* unter seiner Wirkung zu Drohnenzellen umgebaut.

die auf der unteren Rahmenleiste markierten Stellen angelegt wurde, wurden nun zwei Zellreihen, die also parallel laufen und in der Figur mit + bezeichnet sind, mit Drohnenfuttersaft betupft. Benutzt wurde eine sogen. Jungfernwabe, d. h. eine Wabe, die noch nie bebrütet worden war. Auf dieser Seite waren die Zellen voll ausgebaut, auf der anderen Seite hatten sie erst die halbe Höhe erreicht. Hier wurden zehn Zellen mit Königinnenfutter behandelt, von denen fünf in Näpfe umgewandelt wurden, bei einer sechsten der Versuch dazu gemacht worden ist. Von den 16 mit Drohnen-

futtersaft behandelten, völlig ausgebauten Arbeiterzellen wurden fünf in vollkommener, eine in weniger vollkommener Weise in Drohnenzellen umgewandelt und zwar, wie schon die Figur zeigt, das Präparat aber noch deutlicher erkennen lässt, auf Kosten der benachbarten Zellen.

Die Beweiskraft dieses Präparats steht außer Zweifel, trotz des Teilerfolgs. Jeder Kenner des Bienenlebens wird bestätigen, dass derart vereinzelte, in den Arbeiterbau eingestreute Zellen unter normalen Verhältnissen niemals vorkommen. Durch diese Versuche ist auf biologischem Wege nachgewiesen, dass der Futterbrei, der in Königin-, Drohnen- und Arbeiterzellen abgesetzt wird, spezifisch verschieden voneinander ist, dass Zellenform und Futterbreibeschaffenheit in enger Wechselbeziehung zueinander stehen und dass die Verschiedenartigkeit wahrscheinlich auf dem Vorhandensein verschiedenartiger Sekrete beruht.

Aus dem Gesagten ergibt sich die Forderung, nachzuweisen, ob die postulierten Sekrete überhaupt vorhanden sein können, überhaupt erzeugt werden können, mit anderen Worten, ob Drüsen bestehen, denen zwanglos eine solche Funktion zugeschrieben werden kann, oder noch besser Drüsen, deren Existenz bis jetzt unerklärbar war, weil ihre Funktion rätselhaft ist. Ferner aber wäre es wünschenswert, dass nicht nur auf biologischem, sondern direkt auf chemischem Wege die Verschiedenartigkeit des Futterbreis nachgewiesen werden könnte und vor allem chemisch wahrscheinlich gemacht werden könnte, dass diese Verschiedenheit auf Drüsensekrete zurückgeführt werden kann. So wenig bis jetzt diese Gebiete genügend durchforscht sind, um ein endgültiges Resultat zu liefern, so sehr kommen sowohl Anatomie als Chemie der Lösung des Problems im postulierten Sinne entgegen.

Ich beginne mit den Ergebnissen der anatomischen Forschung. Schiemenz (1883) stellte in seinen vergleichenden Studien über die Drüsensysteme der Insekten folgendes fest: Die Bienen besitzen vier Drüsensysteme. 1. Die obere Kopfspeicheldrüse. Sie funktioniert bei den Arbeitsbienen sehr stark, fehlt dagegen den Geschlechtstieren vollständig. 2. Die hintere Kopfspeicheldrüse. Sie ist bei den Arbeitsbienen gut, bei den Geschlechtstieren nur mangelhaft entwickelt. 3. Die Oberkieferdrüse. Sie ist bei den drei Bienenformen vorhanden, ist jedoch am regsten bei den Arbeitern. 4. Die Brustspeicheldrüsen. Bei den drei Bienenformen vorhanden, am besten bei den Arbeitsbienen entwickelt. Sie stellen ein weit ausgebautes System dar auf beiden Körperseiten. Sie münden gemeinsam. Über die Funktion dieser Drüsensysteme wissen wir nichts. Das eine aber steht fest, dass sie nicht im Dienste der Verdauung nach Analogie der Speicheldrüsen der höheren Tiere und des Menschen stehen. Schiemenz schreibt darüber: „Man

hat dieselben Namen gegeben, welche den bei Menschen und höheren Säugetieren vorkommenden Verhältnissen entsprechen, allein die Nomenklatur ist mehr oder weniger gesucht oder nicht zutreffend." v. Bunge weist einen grundsätzlichen Unterschied zwischen beiden nach, der darin besteht, dass die Drüsen der Bienen innerviert sind, die Speicheldrüsen aber nicht.

Somit ist die Möglichkeit gegeben, dass die verschiedenartigen Sekrete im Arbeitsbienenkörper produziert werden können, womit noch lange nicht gesagt ist, dass sie auch wirklich produziert werden. Wenn über die Funktion jener Drüsen nichts bekannt ist, so müssen sie deswegen noch nicht die von uns postulierte besitzen. Ebensowenig wissen wir, welche von ihnen zu unseren Zwecken herangezogen werden dürfen. Sehr wesentliche Anhaltspunkte dafür gewinnen wir aus den chemischen Untersuchungen. Schon Schimenz äußerte sich dahin: „Der Futtersaft kommt nicht aus dem Chylusmagen, sondern ist das Sekret einer Speicheldrüse." Genauer unterrichtet werden wir von Langer (1912). Die Methode des biologischen Eiweißnachweises stellt unter Berücksichtigung gewisser Maßnahmen heute das einzige Verfahren dar, um die Abstammung eines zu untersuchenden Eiweißkörpers zu ermöglichen. Nach dieser Methode hat Langer die Herkunft des Futtersaftes bei der Biene studiert. Auf Grund zahlreicher Untersuchungen kommt er zu folgendem Schluss, wozu ich bemerke, dass er später die Bezeichnung Speicheldrüse ausdrücklich hat fallen lassen: „Das durch Honigeiweißserum fällbare Eiweiß des Honigs, der Bienenköpfe, der Bienenmaden, des Bienenbrotes und Futtersaftes ist das Sekreteiweiß einer funktionierenden Speicheldrüse," und zwar nach seiner Ansicht einer Kopfspeicheldrüse. „Diese, meine Ergebnisse drängen mich zu der Anschauung, dass der Futtersaft unserer Bienen Speicheldrüsensekret ist. Durch diese meine Behauptung, die sich auf eine experimentell wohlgesicherte Basis stützt, trete ich in direkten Widerspruch zu der herrschenden Lehre, nach welcher der Futtersaft vollständig verdauter Inhalt des Chylusmagens ist." Nach Schilderung des Ergebnisses eines Fütterungsversuches mit Zuckerlösung und Hühnereiweiß fährt er dann fort: „Der Ausfall dieses Versuches bestärkte mich weiter in der Auffassung, dass der reine Futtersaft einzig und allein das Produkt einer Drüse ist, die im Kopfe liegt, und bei der jungen Biene die besondere Funktion einer Nährdrüse, ähnlich der Milchdrüse bei den Säugetieren erfüllt."

Ergänzen somit sowohl anatomische wie chemische Forschungsergebnisse unsere biologischen Befunde in wünschenswerter Weise, so geschieht das in noch höherem Maße durch die chemischen Resultate la Planta's (1889), der feststellen konnte, dass der Futterbrei, den die Arbeitsbienen den heranwachsenden Larven reichen,

verschiedene chemische Zusammensetzung aufweist, je nachdem es sich um Königinnen-, Drohnen- oder Arbeiterlarven handelt.

Wenn Langer meint, dass der Futterbrei in seiner Gesamtheit das Sekret einer Drüse ist, so ist er sicher im Irrtum, weil derselbe außer dem Sekret nachgewiesenermaßen eine Reihe von Körpern enthält, die unbedingt anderen Ursprungs sind, nämlich Pollen in zunehmendem Maße, freies Wachs und Chitin. Er stellt also ein Gemisch hochkomplizierter organischer Substanzen dar. Von hohem Interesse ist es, einiges über die Herkunft dieser von mir als Chylusschicht bezeichneten Grundsubstanz des Futterbreis zu erfahren. Die verbreitetste Anschauung ist die, dass sie das Produkt des Chylusmagens ist, der durch einen Erbrechungsakt den Maden zugeführt wird. Dem widersprechen folgende Beobachtungen:

1. Fleischmann erklärt es nach Bau und Behaarung des Magenmundes für ausgeschlossen, dass ein Rücktritt des Mageninhaltes nach dem Mund zu stattfinden kann.

2. Maassen hat beim Studium der Nosemabazillen auch die Frage untersucht, ob dieser Krankheitserreger auch im Futtersaft der erkrankten Bienen zu finden ist. Er ist zu dem Resultat gekommen, dass dies nie der Fall war.

3. Dönhoff konnte nachweisen, dass im Futtersaft niemals Pepton enthalten ist, da durch Salpetersäure keine Gelbfärbung eintritt, während der Mageninhalt stets diese Reaktion aufweist. „Chylus, Harn und Pollentrümmer bilden zusammen den Chymus."

Dem Magen entstammt der Chylus also sicher nicht. Ob er, wie F. Dickel meint, in der Honigblase junger Bienen gebildet wird, lasse ich dahingestellt. Mit der scheinbar wohlbegründeten Anschauung, dass nur die jungen Arbeitsbienen, d. h. die noch nicht genügend flugfähigen, sich an der Brutpflege beteiligen, würde diese, als Arbeitshypothese akzeptable Ansicht durchaus in Einklang stehen.

Es entsteht nun die Frage, kann die Chylusschicht und Sekretschicht unabhängig voneinander ausgeschieden werden, oder bedingen sie sich gegenseitig etwa in der Weise, dass beim Vorübergleiten des Chylus an der Drüsenmündung reflektorisch das der Zelle entsprechende Sekret ausgeschieden wird. Auch darüber geben die biologischen Beobachtungen wertvolle Aufschlüsse.

Bei völlig brutlosen Bienenvölkern habe ich, einmal aufmerksam gemacht durch meinen Vater, häufig die Beobachtung machen können, dass auf dem Boden der leeren Zellen kleine Tröpfchen zu sehen sind, die durch ihr ölartiges Aussehen an die Sekretschicht erinnern, wie sie in der ersten Zeit des Larvenlebens, also noch bevor sie milchig getrübt wird, beobachtet wird. Es liegt nahe, die beiden zu identifizieren und anzunehmen, dass die Zelle, auch

ohne dass Larven und Eier vorhanden sind, mit den ihrer Größe entsprechenden Drüsensekreten versehen werden. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch biologische Momente, die schon Huber (1814) bekannt waren und von ihm veröffentlicht wurden, denen er jedoch dem damaligen Standpunkt der Wissenschaft entsprechend eine anthropomorphe Deutung gab. Hängt man nämlich einem Volke, dessen Brutraum vollständig mit Eiern oder Larven besetzt ist, eine oder mehrere wohlgereinigte Brutwaben ein, die sich längere Zeit außerhalb des Stockes befunden haben, so schreitet die Königin nicht etwa, wie man erwarten sollte, alsbald zur Eiablage. In ihrem bisherigen Verhalten tritt vielmehr keine Veränderung ein, selbst dann nicht, wenn ihr Legedrang den höchsten Grad erreicht hat. Die Eier quellen in solchen Fällen in kurzen Intervallen aus dem Hinterleib hervor. Sehr häufig beobachtete ich, dass zwei oder drei, in einem Falle sogar sieben Stück aneinandergereiht sind, indem dem Mikropylpole des vorhergehenden, der Fußpol des nächstfolgenden so fest aufgekittet war, dass eine Trennung ohne Verletzung der Eier unmöglich war. Es handelte sich in allen Fällen um durchaus normale und fruchtbare Königinnen, die, unter gewohnte Verhältnisse gebracht, wieder zur regulären Tätigkeit zurückkehrten. Die Eier fallen in dem angeführten Falle zu Boden und man kann sie durch ein unten aufgelegtes Papier leicht sammeln. Ganz anders verhält sich das Legetier nach einigen Stunden, wie auch Bresslau (1904) bestätigen konnte.

Das gleiche tritt ein, wenn statt alter, lange nicht gebrauchter Waben, ganz junges, sogen. Jungfernwachs verwandt wird. Auch in diesem Falle verstreicht je nach der Regsamkeit der Arbeitsbienen eine längere oder kürzere Frist, bevor die Zellen bestiftet werden. Das geschieht stets erst dann, wenn die Zellen von den Bienen bearbeitet worden sind. Dieses unausgesetzte „Besichtigen", „Belecken", „Bespeicheln" ist auch dem oberflächlichsten Imker eine wohlbekannte Erscheinung. Ebenso allgemein bekannt ist, dass als Erfolg dieser Arbeit der Zellenboden, der vorher matte Farben aufwies, wie mit einer feinen, glänzenden Fettschicht überzogen scheint. Dass dieses Bearbeiten der Zellen eine notwendige Voraussetzung der Eiablage bildet, unterliegt nach dem Mitgeteilten keinem Zweifel und es gewinnt in Verbindung mit der nachgewiesenen Verschiedenartigkeit der Futterbreisekrete die Annahme an Wahrscheinlichkeit, dass die Zellen unter dem Einfluss der Arbeitsbienen geschlechtlich präformiert werden.

Diese Annahme wird durch eine Reihe weiterer Versuche unterstützt, die erstmals von meinem Vater angestellt worden sind und volle Bestätigung durch die Nachprüfung Bresslau's erhalten haben. Wenn ein Volk auf reinen Drohnenbau gesetzt wird, so beginnt die Königin, vorausgesetzt, dass die oben dargelegten Bedingungen

erfüllt sind, alsbald mit der regelrechten Eiablage. Ganz anders verhalten sich die Arbeitsbienen. Findet die Verpflanzung zu einer Zeit statt, zu der der Drohnentrieb schon erwacht ist, so werden die abgelegten Eier alsbald gepflegt. Ist das aber nicht der Fall, so werden sie tage-, ja wochenlang entfernt. Erst nachdem sich die Bienen an das fremde Milieu gewöhnt haben, beginnen sie die Zellen zu bearbeiten. Das kommt äußerlich dadurch zum Ausdruck, dass vielfach der Versuch gemacht wird, sie zu verengern, was natürlich nur an den Rändern und da nur teilweise möglich ist. Auch hier finden wir den engen Zusammenhang zwischen Sekret und Zellengröße bestätigt. Hat aber erst einmal ein regelmäßiges Belagern und Bebrüten der Zellen stattgefunden, dann werden auch die Eier weiter gepflegt und es entstehen Arbeitsbienen in den Drohnenzellen, oder besser Pseudodrohnenzellen.

Ich rekapituliere: Ich bin bei meinen Untersuchungen ausgegangen von der sicher nachgewiesenen geschlechtlichen Indifferenz der Arbeitsbienenlarven und konnte weiter nachweisen, dass die Differenzierung des Geschlechts unter dem Einflusse der Arbeitsbienen stattfindet. Ebenso sicher steht fest, dass die Quantität des dargereichten Futters nicht Ursache der sexuellen Ausbildung ist. Dagegen konnte ich mit einer einem Beweis nahezu gleichkommenden Wahrscheinlichkeit zeigen, dass die Qualität der Nahrung den ausschlaggebenden Faktor bildet, deren Verschiedenheit durch Zufuhr verschiedenartiger Sekrete bedingt ist.

Unter diesem Gesichtspunkte gewinnen zahlreiche Experimentalergebnisse an Cladoceren, Rotatorien und Aphiden über den Einfluss der Nahrung auf die Sexualität ein ganz anderes Aussehen. Namentlich lassen sich die diametral entgegengesetzten Resultate mancher Forscher erklären, worauf an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden kann. Ganz besonders aber nimmt die von Woltereck aufgestellte Hypothese der geschlechtsbestimmenden Substanzen reale Formen an.

Da nach meinen Anschauungen, deren Priorität meinem Vater zukommt, die drei Zellarten verschieden geschlechtlich, also weiblich, männlich und indifferent präformiert sind, entsteht die Frage: wie verhalten sich Larven und Eier, die von der Königin in Weisel- resp. Drohnenzellen abgelegt worden sind, hinsichtlich des Zeitpunktes ihrer sexuellen Ausbildung. Bei der Entscheidung dieser Frage ist große Vorsicht am Platze, weil ja in den Monaten des Drohnentriebes, wie die zytologischen Ergebnisse zeigen, die Drohneneier unbefruchtet sind und das Experiment leicht zu Trugschlüssen führen kann. Weil aber eine Reihe von Beobachtungen als zuverlässiger Wegweiser dienen kann, darf ich den Versuch wagen, die Frage zu lösen.

Ich gehe dabei aus von den Erscheinungen der primären und sekundären Drohnenbrütigkeit, d. h. der Erscheinung, dass unter gewissen Umständen unbegattete Königinnen oder Arbeitsbienen zur Eiablage schreiten, oder dass begattete Mütter infolge hohen Alters oder von Verletzungen, also wegen Erschöpfung des Samenvorrats oder wegen Funktionsunfähigkeit des Receptaculum seminis nur unbefruchtete Eier zu legen imstande sind. Aus solchen Eiern entwickeln sich unter allen Umständen Drohnen, mögen sie in Arbeiter oder Drohnenzellen liegen, mit anderen Worten auf Sexualität oder geschlechtliche Indifferenz behandelt werden. Das ist ein nie durchbrochenes Gesetz. Beachtenswert ist ferner, dass solche Eier in primären Weiselzellen, Originalweiselnäpfchen der Imker, sich niemals entwickeln. Nun wird einstimmig von Gegnern und Anhängern der Dzierzon'schen Lehre berichtet, dass Larven und ältere Eier, die aus Drohnenzellen in Arbeiter- oder Weiselzellen übertragen worden sind, nach kurzer Zeit entfernt werden, also wahrscheinlich unter den veränderten Bedingungen lebensunfähig sind. Nur ganz ausnahmsweise entwickelten sich ganz junge Larven noch einige Zeit weiter, zeigten aber alsbald abnorme Bewegungen und Wachstumsveränderungen, die auf organische Störungen hinwiesen, und wurden von den Bienen entfernt. In den seltenen Fällen, mir sind nur drei bekannt, in denen sie sich bis zum Nymphenstadium entwickelten, war infolge ihrer abnormen Beschaffenheit eine Verdeckelung nicht möglich, so dass sie noch auf diesem Stadium entfernt wurden. Dadurch wird es sehr wahrscheinlich, dass die sexuelle Differenzierung schon auf sehr frühem Stadium erfolgt, wenn die Eier in sexuell präformierte Zellen gelegt sind. Die Versuche F. Dickel's, Mulot's und Hensel's unterstützen diese Ansicht. Den Genannten gelang es nämlich in seltenen Fällen, aus ganz jungen, soeben in Drohnenzellen abgesetzten, von Arbeitsbienen unberührten Eiern durch Übertragung Arbeiterinnen zu erzielen. Diese Versuche sind vielfach angezweifelt worden. Ich will sie daher nicht als vollgültigen Beweis gelten lassen. Wohl aber möchte ich als solchen die Versuche Hensel's mit Übertragung von Königinlarven in Arbeiterzellen ansehen. Hensel erhielt in allen Fällen Königinnen, niemals Arbeiter. Einer Bemerkung v. Buttel-Reepen's entnehme ich, dass ein anderer Bienenzüchter (Knocke?) bei der gleichen Übertragung zu anderen Ergebnissen gelangt ist. Die Arbeit Knocke's war mir nicht zugänglich. Ich kann also nicht entscheiden, inwieweit ihnen Beweiskraft zukommt. Vielleicht hat er nicht mit Eiern aus Originalweiselnäpfchen, sondern solchen aus Nachschaffungszellen operiert. Diese Annahme liegt um so näher, als seine Ergebnisse mit den Verhältnissen bei *Apis fasciata* und den Meliponinen, wie ich vorausgreifend bemerken will, nur schwer in Einklang zu bringen sind. Um sicher zu gehen,

habe ich mich brieflich an Hensel, der ein sehr erfahrener Bienenzüchter und zuverlässiger Beobachter ist, gewandt, und volle Bestätigung des Mitgeteilten erhalten. Ob und wie sich die Widersprüche erklären lassen, muss vorläufig unentschieden bleiben. Ich hoffe, im Laufe dieses Jahres durch direkt hierauf gerichtete Versuche Klarheit zu verschaffen.

Immerhin scheint mir schon jetzt die Annahme nicht sehr gewagt, dass in Drohnen- und Weiselzellen die sexuelle Differenzierung schon auf einem sehr frühen Stadium vor sich geht.

Die Feststellung dieses Zeitpunktes ist von großem theoretischem Interesse und bietet nach meiner Überzeugung den Schlüssel zur endgültigen Lösung der Geschlechtsbestimmungsfrage. Ich weise z. B. darauf hin, dass R. Hertwig ebenfalls bei Fröschen dreierlei Formen nachweisen konnte, frühzeitig ausgebildete Männchen und Weibchen, und indifferente Formen. Des weiteren will ich darauf hinweisen, dass auch bei Cladoceren, Rotatorien und Aphiden, die, scheinbar im Keimplasma festgelegte Tendenz agame, sexuell labile und ausgeprägt sexuelle Formen in mehr oder weniger regelmäßigem Zyklus zu produzieren, sehr an die Verhältnisse im Bienenstaate erinnert.

Auf Grund der gewonnenen Erkenntnis, dass die Arbeitsbienen Träger und Erzeuger der geschlechtsbestimmenden Substanzen sind, will ich eine Erklärung der Zwitterbienen zu geben versuchen. Dabei halte ich mich ausschließlich an die Verhältnisse des Engster'schen Stockes, weil sie am besten studiert sind. Ich habe schon mitgeteilt, dass die abnorme Veranlagung jener Königin erblich war. Daraus geht mit Sicherheit hervor, dass wir die Ursachen im Geschlechtsapparat des Muttertieres zu suchen haben. Störungen im Eileiter sind ebenfalls ausgeschlossen, weil damit die überwiegende Entstehung von normalen Arbeitsbienen im Widerspruch steht; es bleibt somit nur noch die Annahme eines Fehlers im Ovar. Darauf hat ja schon Dzierzon und nach seinem Vorgang v. Buttel-Reepen hingewiesen. Ich halte es nun für sehr wahrscheinlich, dass diese Königin infolge anormaler Beschaffenheit ihrer Eierstöcke neben normalen Eiern auch solche absetzte, die sich im Zustande ovarialer Überreife befanden, die also eine je nach dem Grade der Überreife stärkere oder schwächere Tendenz zur Bildung des männlichen Geschlechts besaßen. Durch die Befruchtung konnte diese Tendenz nicht mehr abgeändert werden, weil wahrscheinlich uns unbekannte protoplasmatische Veränderungen die Ausbildung des eindringenden Spermakerns in den männlichen Pronukleus verhinderten, oder doch die Verschmelzung der beiden Vorkerne unmöglich machten. Weil nun die Eier in Arbeiterzellen abgesetzt worden sind, wirken die geschlechtsbestimmenden Einflüsse, die auf Indifferenz, also Arbeiterinnenbildung gerichtet sind, der Ausbildung zum Männchen entgegen. Viele von den Eiern haben ein so hohes

Stadium der Überreife erreicht, dass die Sekrete unwirksam bleiben. Es entstehen vollkommene Drohnen, wie ja v. Siebold ausdrücklich hervorhebt. Die Mehrzahl von Eiern ist weniger überreif und kann entsprechend mehr oder weniger beeinflusst werden, es entstehen dementsprechend Zwitterformen aller Grade, von den nahezu drohnenähnlichen bis zu den nahezu arbeiterähnlichen Formen, die aber niemals funktionsfähige Eierstöcke, niemals Eianlagen enthielten, während im Gegensatz dazu die ausgebildeten Hoden der mehr drohnenähnlichen stets Sperma besaßen.

Es könnte hier eingewandt werden, dass den Sekreten wohl eine geschlechtsbestimmende Wirkung zugeschrieben werden kann, dass aber eine so starke Wirkung, die die nachträgliche Umwandlung hervorriefe, nicht annehmbar sei, mit anderen Worten, dass ich den Boden der Tatsachen unter den Füßen verliere. Das ist nun keineswegs der Fall. Vielmehr wird die Richtigkeit meiner Ausführungen durch direkte Beobachtungen bewiesen.

O. v. Rath (1894) beobachtete den seltenen Fall, dass ein weisellos gewordenes Volk über Drohnenlarven Weiselzellen errichtete. Im ganzen wurden sieben bis acht solcher Weiselzellen erbaut, die aber bemerkenswerterweise sich durch abnorme Größe und unregelmäßigen Bau auszeichneten. Nach kurzer Zeit wurden sie deshalb abgetragen und die Larven von den Bienen entfernt. Nur drei, die sich im letzten Puppenstadium befanden, konnte v. Rath retten. Er zerlegte sie in Schnitte und untersuchte sie mikroskopisch. Er fand nun, dass im Gegensatze zu normalen Drohnen dieses Alters Sperma nicht vorhanden war, dass die vasa deferentia nur schwach angedeutet waren, und die vesiculae seminales vollständig fehlten und von dem bei den Drohnen so mächtig entwickelten Kopulationsorgan keine Spur vorhanden war. Es war also eine vollständige Rückbildung der männlichen Geschlechtsorgane eingetreten. Dagegen strotzte der Hinterleib von einer mächtigen „Fettmasse". Dass das aber keine Fettmasse sein konnte, wie v. Rath annimmt, geht aus seinen eigenen Mitteilungen hervor, dass sie „aus großen Zellen, mit seltsam gestalteten, oft vielfach verästelten Kernen bestand."

Über die von v. Rath gegebene Deutung, dass die Rückbildung auf reichliche Fütterung zurückzuführen sei, brauche ich nach dem über den Einfluss der Nahrungsmenge Gesagten, das sich an anderen Objekten (Solitären) bestätigen wird, kein Wort zu verlieren. Wohl aber beweisen die Befunde v. Rath's die große Kraft der geschlechtsbildenden Sekrete.

Ich glaube daher berechtigt zu sein, meine Erklärung der Engster'schen Zwitter für sehr ungezwungen und biologisch wohlbegründet zu halten. Damit ist keineswegs gesagt, dass die Entstehung von Zwittern nicht auch auf andere Weise möglich ist,

etwa durch zufällige gleichzeitige Zufuhr von männchen- und weibchenbestimmenden Sekreten. Bei den Bienen wird ein solcher Fall wohl nur sehr selten eintreten, weil bei ihnen die verschiedene Zellengröße als regulierender Faktor wirkt. Wohl aber mag das bei anderen Hymenopteren, wie z. B. den Ameisen, wo ein solcher Regulator fehlt, der Fall sein.

Ich habe nun noch auf eine Frage einzugehen, die den Bienenforschern von jeher viel Kopfzerbrechen gemacht hat: Die Eiablage. Welche Ursachen veranlassen die Königin, bald befruchtete, bald unbefruchtete Eier zu legen? Anatomisch ist ein willkürliches Öffnen und Schließen des Samenblasenganges sehr wohl möglich. Der Sphinkter hat ja durch die Untersuchungen Bresslau's (1905) ein unrühmliches Ende gefunden. Dagegen hat dieser und neuerdings Adam (1912) einen sehr komplizierten Muskelapparat nachgewiesen, durch dessen Tätigkeit der Austritt des Spermas in den Uterus ermöglicht oder verhindert werden kann.

Die Frage, die zur Entscheidung vorliegt, lautet also: Wie wird die Fähigkeit dieses Muskelapparats reguliert? Dzierzon gab die Antwort von seinem Standpunkte aus. Er sah in der Königin ein hochbegabtes Tier, das wohl überlegt und in steter Besorgnis um das Wohl ihres Staates bald befruchtete, bald unbefruchtete Eier legt. Diese Vorstellungen sind für die Wissenschaft, schon der anatomischen Beschaffenheit des Königinnenhirns wegen, unannehmbar. Daher haben schon Leuckart und gemeinsam mit ihm v. Siebold versucht, eine andere Erklärung zu geben. Beide Forscher kamen zu der Anschauung, dass der Druck, den die Arbeiterzelle infolge ihres kleineren Durchmessers auf die Königin ausübe, direkt oder reflektorisch den Schließmuskel des Receptaculums öffne. Diese Anschauung ist auch heute noch in Zoologenkreisen üblich, obwohl sie schon von v. Berlepsch als unhaltbar nachgewiesen wurde.

v. Berlepsch, bekanntlich der eifrigste Anhänger und Verfechter der Sache Dzierzon's, legte den beiden genannten Forschern eine mit Eiern besetzte, aber nur halb ausgebaute Wabe mit Arbeiter- und Drohnenzellen vor. Diese Zellen wurden erst nachträglich ausgebaut. Trotzdem entstanden aus jenen Eiern der Regel entsprechend Drohnen resp. Arbeitsbienen. Eine Reflexwirkung durch Druck kann in diesem Falle unmöglich zur Erklärung herangezogen werden und wurde deshalb auch von Leuckart aufgegeben.

Die von v. Berlepsch der Öffentlichkeit übergebene Beobachtung fand in der Folgezeit und findet auch jetzt noch häufig ihre Bestätigung. Der gleiche Erfolg kann experimentell erzielt werden, indem man durch Beschneiden die Zellen auf die halbe Höhe oder noch stärker reduziert. Auch dann legt die Königin, den ent-

sprechenden physiologischen Zustand des Volkes vorausgesetzt, alsbald Eier in die verstümmelten Zellen, die sofort in Pflege genommen werden und sich je nach der Beschaffenheit der Wabe zu Arbeitern oder Drohnen entwickeln.

Manche Königinnen besitzen einen außerordentlich schlanken Hinterleib, so dass eine Druckwirkung durch die Arbeiterzellen kaum denkbar ist. Endlich aber legt das Muttertier in die viel weiteren Weiselnäpfchen ebenfalls stets befruchtete Eier. Aus alledem geht mit Sicherheit hervor, dass die Eibefruchtung nicht durch einen Kontaktreflex reguliert wird.

Es bleibt nun die Annahme, dass der verschiedene Geruch der mit verschiedenartigen Sekreten versehenen Zellen die Ursache eines Reflexes ist. Diese Anschauung gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass ja die von den Bienen unbearbeiteten Waben überhaupt nicht bestiftet werden. Dennoch lässt sie sich nicht halten. Dem widersprechen zahlreiche Experimente mit Völkern auf reinem Drohnenbau, vor allem aber Beobachtungen der Eiablage im ungestörten Volke. Die Eier werden in der Hauptlegezeit außerordentlich rasch hintereinander abgesetzt, ohne dass die Königin die Zellen erst beriecht. Auf einer gemischten Wabe kommt es nun häufig vor, dass die Königin mit dem Kopfe, also den Geruchsorganen, sich über Drohnenzellen befindet, während sie ein Ei in eine Arbeiterzelle legt. Wäre der Geruch das reizauslösende Agens, dann müssten solche Eier stets unbefruchtet sein, was den Tatsachen nicht entspricht, denn sie entwickeln sich zu Arbeitsbienen. Besonders deutlich lässt sich das zeigen, wenn man solche Waben kürzt. Dann befindet sich oft bloß die Hinterleibsspitze über dem Boden der bestifteten Zelle, während der ganze übrige Körper über Zellen der anderen Art schwebt. Daraus geht mit Sicherheit hervor, dass auch Geruchsreflexe die Befruchtung nicht regulieren.

Unter solchen Umständen scheint nur die Annahme einer Präformation zu bleiben, in dem Sinne, dass, wie schon Réaumure annahm, die Königin dreierlei Eier legt: männlich präformierte, die überhaupt nicht befruchtungsfähig sind, weil sie das Sperma abstoßen, weiblich präformierte, befruchtungsbedürftige und indifferente.

Die progame Geschlechtsbestimmungsweise wird namentlich von v. Lenhossek (1903), Schultze (1904), Castle (1903), Beard (1902) und neuerdings Godlewsky (1913) vertreten. Letzterer meint: „Mir scheint die von Lenhossek ausgesprochene Vermutung völlig berechtigt zu sein, dass die Eier, aus denen Drohnen hervorgehen, nicht befruchtet werden, weil sie eben eine andere Konstitution haben und deshalb nicht befruchtungsbedürftig sind. Demnach sollte man annehmen, dass die Bienen zweierlei Eiarten produzieren, von denen die eine der Befruchtung als entwicke-

lungsanregendes Moment bedarf, die andere zur Parthenogenese bestimmt ist."

Die Theorie Lenhossek's hat nur wenig Anklang gefunden und insbesondere auf die Biene sie anzuwenden, gilt seit v. Buttel-Reepen (1904) für nicht angängig. So schreibt Nachtsheim (1913): „Dass, wie gesagt, v. Buttel-Reepen die Haltlosigkeit der Lenhossek'schen Theorie einwandfrei nachgewiesen hat, scheint Godlewsky nicht bekannt zu sein."

Ich finde, Nachtsheim ist in seinen Schlüssen, soweit sie sich auf die Person von ihm unbekannten Forschern beziehen, etwas voreilig. Es liegt doch die Annahme viel näher, dass Godlewsky, der sich mit dem Problem so eingehend beschäftigt hat, über die wesentlichsten Einwände sehr wohl unterrichtet war, ihnen aber keine Beweiskraft zugemessen hat. Dazu ist aber alle Ursache gegeben. v. Buttel-Reepen hat nämlich vergessen, in seinem Vortrage mitzuteilen, dass die Einwände, die er macht, soweit ihnen eine Bedeutung überhaupt zukommt, die gleichen sind, die von jeher die Gegner der Dzierzon'schen Lehre gegen diese erhoben haben. Wenn sie sich aber nicht als stark genug erwiesen haben, diese zu stürzen, dann muss wohl oder übel zugegeben werden, dass sie auch eine andere, wohlbegründete Theorie nicht aus dem Sattel zu heben vermögen.

Ich will die drei von ihm angeführten Gründe kurz skizzieren. Den Einwand, dass die Drohnenbrütigkeit nicht erklärbar sei, wenn im Ovar männlich und weiblich präformierte Eier gebildet würden, hat Lenhossek selbst treffend widerlegt, indem er darauf hinwies, dass in allen Fällen, in denen die Königin der zur Befruchtung untauglichen Samenfäden entbehrt, „es gar nicht zur Bildung weiblicher Eier kommt, oder zum mindesten, wenn solche auch angelegt sind, nicht zu deren vollkommenen Ausreifung und Ausscheidung." Mit anderen Worten, dass diese Eier im Stadium ovarialer Frühreife, da ja nach Analogie von Hertwig's Befunden, männliche Tendenz besitzen, gelegt werden.

Der zweite Einwand Buttel's ist folgender: Hängt man einem Volke, das wegen Mangel an Drohnenzellen wochen- und monatelang ausschließlich Arbeiterbrut (was, wie allen Bienenzüchtern bekannt und von mir zur Genüge erörtert ist, niemals vorkommt. O. D.) erzeugt hat, plötzlich eine Drohnenwabe ein, so werden in diese alsbald unbefruchtete, also nach Lenhossek männlich präformierte Eier gelegt. Das geschieht nun keineswegs immer, wie Buttel sehr richtig bemerkt, sondern nur „zur richtigen Zeit, d. h. zur Zeit, in welcher der Trieb vorhanden ist, Drohnen zu erzeugen." Diese Feststellung spricht aber eher für als gegen eine Präformation. Dass vorher fast ausschließlich Arbeiterbrut entstanden ist, ist nicht allzuschwer zu erklären. Die männlich präformierten Eier konnten

sich in den Arbeiterzellen nicht entwickeln und wurden deshalb von den Bienen entfernt. Das Herauswerfen von Eiern und Larven aus uns zum Teil bekannten, zum Teil unbekannten Gründen ist aber im Bienenleben eine so gewöhnliche Erscheinung, dass sie als Hilfshypothese wohl herangezogen werden kann.

Der wichtigste Einwand v. Buttel's bezieht sich auf die Eiablage auf mit Drohnenzellen und Arbeiterzellen gemischten Waben. Aber gerade diese Verhältnisse in Verbindung mit dem Unbefruchtetsein der Drohneneier zwingen uns gerade zur Annahme einer Präformation, weil sowohl Kontakt- als Geruchsreflex ausgeschlossen sind.

Ich verkenne durchaus nicht, dass die angeführten Gründe der Präformationslehre außerordentliche Schwierigkeiten bereiten, doch reicht ihre Beweiskraft nicht aus.

Dagegen sprechen eine Reihe von Gründen sehr zugunsten jener Theorie, immer unter der Voraussetzung, dass dreierlei Eier gebildet werden. Zunächst einmal die Art und Weise des Besamungsvorganges.

Die Schulmeinung geht dahin, dass das Ei im Augenblicke des Vorübergleitens am Ausführungsgang des Receptaculum seminis befruchtet werde. Die Auffassung stammt von Leuckart, der auch die Einrichtung, die das ermöglichen sollte, nämlich den Ventilwulst, entdeckte. Er glaubt: „dass durch denselben das herabsteigende Ei mit seinem oberen (mikropylen) Ende genau an die Öffnung des Samengangs herangedrückt werden müsse." Dieser Annahme tritt Bresslau entgegen mit den Worten: „Eine Annahme, die nach dem Bilde der Fig. 7 wahrscheinlich nicht zutreffen würde." Aber nicht nur die auf direkte Beobachtung gegründete Ansicht Bresslau's, sondern rein theoretische Erwägungen, lassen die Leuckart'sche Anschauung als schwer haltbar erkennen. Die Eiablage geht in der Hauptlegezeit außerordentlich rasch vor sich. Die Zahl der innerhalb 24 Stunden gelegten Eier wird übereinstimmend auf 2500 bis 3500, im Durchschnitt also auf 3000 geschätzt. Es müsste also in Intervallen von durchschnittlich einer halben Sekunde das Pumpwerk des Muskelapparats des Samenblasenganges in Tätigkeit treten. Voraussetzung wäre, dass trotz dieses kurzen Zeitraums der Mikropylpol des Eies genau an die Einmündungsstelle des Samenblasengangs herangedrückt würde. Hierbei kommen Größenverhältnisse in Betracht, die nicht mehr nach mm, sondern nach μ gemessen werden müssen. Der Muskelapparat müsste also einen Präzisionsmechanismus darstellen, wie ihn Menschengeist und Ingenieurkunst wohl kaum aus Stahl und Hartgestein zu konstruieren vermag, geschweige denn die Natur, die stets nur roh arbeitet, die mit ihrem weichen, nachgiebigen Muskelmaterial unmöglich etwas mechanisch Vollkommenes zu schaffen vermag. Ganz besonders nicht im vorliegenden Fall, wo

ein halbflüssiges Ei (man vergleiche die Abbildung Bresslau's) auch die Arbeit eines Präzisionsinstrumentes zuschanden machen muss. Unter diesen Umständen scheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Samenfäden in den Uterus dringen und dort das ihn durchwandernde Ei befruchten. Auch Adam (1912), der gründlichste Kenner des Hymenopterengeschlechtsapparates, gibt die Möglichkeit dieser Befruchtungsweise zu: „In welcher Weise und wo die Befruchtung ausgeführt wird, ist bis jetzt noch von niemand beobachtet worden. Da auch die nähere Verfolgung dieser Vorgänge auf Schnittserien nahezu als unmöglich bezeichnet werden muss, wenn nicht außergewöhnliche Zufälle zu Hilfe kommen, so sehen wir uns hier lediglich auf Vermutungen angewiesen."

Mag nun die eine oder die andere Anschauung richtig sein, in jedem Falle muss mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass sich Sperma im Eileiter befindet und die durchgleitenden Eier befruchten kann. Im ersten Fall ist das sicher, im zweiten wahrscheinlich. Nach der Schätzung Bresslau's treten jedesmal etwa 100, nach der Adam's höchstens 12 Spermatozoen aus Das sind alles nur Vermutungen. Aber Nachtsheim selbst gibt durch Einfügung des Wörtchens „gewöhnlich" zu, dass meine Ansicht zutreffend sein kann. Ist das aber der Fall, so kann nur eine Präformation der Drohneneier im Sinne einer negativen Chemotaxis die Befruchtung verhindern.

Aber auch biologische Erscheinungen, die für uns leicht wahrnehmbar sind, unterstützen die Präformationstheorie. Es ist auffallend, dass die Geschlechtstiere, also Drohnen und Königinnen, sofern es sich nicht um Nachschaffungstiere handelt, die infolge physiologischer Störungen aus indifferenten Eiern herangezogen werden, nur zu bestimmten Jahreszeiten auftreten.

Viel deutlicher wie bei unseren Bienenrassen zeigt sich das bei der ägyptischen Biene, einer Varietät (*fasciata*) unserer *Apis mellifica*.

Im Stocke dieser Rasse befinden sich außer der einzigen begatteten Königin zahlreiche unbegattet gebliebene, die aber regelmäßig Eier legen. Sie beginnen mit der Eiablage verhältnismäßig bald nach dem Ausschlüpfen. Eine vorhergehende Begattung findet, obwohl dieselbe anatomisch möglich wäre, niemals statt, weil die Tiere keinen Hochzeitsflug unternehmen. Sie scheinen den Brunstinstinkt vollkommen verloren zu haben. Aus ihren unbefruchteten Eiern gehen nur Drohnen hervor, die sich von den Drohnen der begatteten Königin unterscheiden sollen. Nach den Untersuchungen Gerstäcker's (siehe Vogel, 1866) besitzen sie normal entwickelte Ovarien und ebensolches Receptaculum. Ihr ganzer Habitus unterscheidet sie aber von der Stockmutter. Das wesentlichste Erkennungsmerkmal ist die Farbe des Schildchens. Während dieses bei der regulären Königin die Farbe des übrigen Körpers zeigt, ist

es bei ihnen ebenso wie bei den Arbeitsbienen rotgelb gefärbt. Ferner sind bei der Stockmutter alle Hinterleibssegmente neben dem schwarzen Saume rotgelb, während bei ihnen ebenso wie bei den Arbeitern nur die beiden ersten Rückenbogen diese Farbe besitzen. Ihre Entstehung nehmen sie nicht in Weiselzellen, sondern in Zellen, die sich äußerlich in nichts von den Arbeiterzellen unterscheiden.

Diese Befunde legen die Annahme von dreierlei präformierten Eier sehr nahe. Bei der italienischen Rasse, die zurzeit in Deutschland dominiert, ist das Auftreten von weiblichen Formen, die mit den beschriebenen vergleichbar sind, nicht beobachtet worden. Wohl aber ist das bei der deutschen Rasse der Fall. Dort ist der Streit um die sogen. Drohnenmütterchen nie zu Ende gekommen. Als Folge der zunehmenden Italianisierung ist er jedoch von selbst erloschen. Da die Angelegenheit mehr als historisches Interesse besitzt, mögen einige Mitteilungen hier niedergelegt sein.

Pfarrer Matuschku und Dr. Magerstedt haben die Lehre aufgestellt, dass die Drohneneier im normalen Bienenstock von arbeitsbienenähnlichen Wesen gelegt würden, während die Königin nur befruchtete, arbeiter- und weibchenerzeugende Eier lege. Durch Dzierzon wurde die Haltlosigkeit dieser Ansicht nachgewiesen, aber an der Existenz von besonders gefärbten, und mit besonderem Instinkte begabten Arbeiterinnen, den sogen. schwarzen Bienen, wurde festgehalten. Zwar wurde anfangs behauptet, es handle sich um kranke oder alte Bienen, die ihrer Behaarung verlustig gegangen seien, allein auch die eifrigsten Anhänger Dzierzon's mussten sich den Tatsachen beugen. So schreibt Pfarrer Kleine, einer der wackersten Vorkämpfer des Altmeisters: „Sie haben keine zerschlissenen Flügel, sind völlig behaart, gehen regelmäßig ihrem Beruf nach, obwohl sie selten recht vollgesogen oder mit starken Ballen beladen zurückkehren, zeigen sich erst mit der Volltracht und hören im Herbst wieder auf zu existieren. Sie kommen ebenso gewiss schwarz auf die Welt, wie die weißen (gemeint sind die äußerst seltenen Albinos. O. D.) weiß daraus hervorgehen."

Diese merkwürdigen Bienen sollen nach Huber's Mitteilungen in denjenigen Arbeiterzellen entstehen, die in der Nachbarschaft der Weiselzellen liegen. Er glaubte, dass die Bienen beim Füttern der Königin kleine Mengen des Futterbreis verlieren und auf diese Weise eine Art Mittelform zwischen Königin und Arbeitsbiene entstehe. Er bestreitet aber ganz entschieden, dass sie die Drohnenmütterchen unter normalen Verhältnissen seien. Wohl aber sollen sie identisch mit den Arbeitsbienen sein, die bei eingetretener Weisellosigkeit unter Umständen zu Eierlegerinnen werden. Er ist durch Markierungsversuche an eben ausgeschlüpften, deren Schilderung zu weit führen würde, in seiner Auffassung durchaus bestärkt

worden. Auch will er beobachtet haben, dass die jung ausgeschlüpften Königinnen, die bekanntlich alle noch in der Weiselzelle eingeschlossenen Nebenbuhlerinnen abstechen, auch die umliegenden gedeckelten Arbeiterzellen zerstören, die ja die Geburtsstätten der „schwarzen Bienen" sind. Kleine bestätigt diese Anschauung durch eine Beobachtung am eigenen Stand. Inwieweit diese Angaben richtig sind, inwieweit sie auf Täuschung beruhen, kann bei dem Mangel der rein deutschen Rasse kaum mehr entschieden werden. Völlig aus der Luft gegriffen sind sie sicherlich nicht. Dafür bürgen die Namen der als hervorragende Beobachter bekannten Autoren.

Ich habe geglaubt, diese Mitteilungen der Vergessenheit entreißen zu sollen, weil sie immerhin einer Nachprüfung wert sind. Ich habe mich schon in früheren Jahren mit der Frage beschäftigt, ob nicht die Arbeitsbienen, die unter abnormen Zuständen zu Pseudoköniginnen werden und ganz und gar die Instinkte des Muttertieres annehmen, wie sie die der Arbeiterin verlieren, besonders prädestiniert sind. Ich bin dabei zu keinem greifbaren Resultate gekommen. Auffallend ist es jedenfalls, dass nur gewisse Arbeitsbienen sich in dieser Weise entwickeln, dass ihr Auftreten bei manchen Völkern sehr bald nach erfolgter Weisellosigkeit, bei anderen viel später zu bemerken ist und unter Umständen ganz ausbleibt. Letzteres scheint bei im Spätherbst weisellos gewordenen Völkern die Regel zu sein, wenigstens ist mir aus der Literatur kein gegenteiliger Fall bekannt.

Die geschilderten Verhältnisse, namentlich die der ägyptischen Biene, erinnern ganz außerordentlich an die F_1-Generation Mendel's. Ich begnüge mich mit diesem Hinweis, obwohl ich die Frage sehr eingehend studiert habe und zu theoretisch recht interessanten Schlüssen gekommen bin. Der Grund ist darin zu suchen, dass eine biologische Tatsache den theoretisch so einleuchtenden Parallismus zwischen *Apis fasciata* und *mellifica*, der einer Präformationsannahme des Eies so günstig wäre und der Mendel'schen Auffassung in so glücklicher Weise entgegen käme, als Trugschluss erkennen lässt. Die Nebenköniginnen der ägyptischen Biene legen nämlich ihre Eier ausschließlich in Arbeiterzellen, die Arbeitsbienen dagegen ausschließlich in Drohnenzellen, vorausgesetzt, dass solche vorhanden sind. Dieser Unterschied im Fortpflanzungsinstinkt muss phylogenetisch tief begründet sein. Es ist also nicht angängig, beide Formen einander gleichzustellen.

Damit aber stürzt das Stützgerüste, das ich zugunsten der Präformationslehre aufgerichtet habe, in sich zusammen. Auch sie kann uns keine Erklärung geben, in welcher Weise das Befruchtetwerden der Bieneneier reguliert wird.

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis der Verhältnisse bleibt uns nur ein ignoramus. Jedenfalls ist das offene

Eingeständnis unserer Unkenntnis empfehlenswerter wie ihre Umschreibung durch neue Hypothesen. Das um so mehr als der Erklärungsversuch, von dem Leuckart schrieb: „In der Tat wäre das die einfachste und natürlichste Lösung aller Schwierigkeiten", nämlich der, dass auch die Drohneneier befruchtet sind, durch die Ergebnisse der zytologischen Forschung als falsch erkannt worden ist.

Wir müssen uns an das halten, was wissenschaftlich sicher festgestellt ist, mag es der Theorie auch noch so unbequem sein. Die Biene kann als Beispiel dafür gelten, dass das Einfachste durchaus nicht das Natürlichste sein muss. Die Natur kann zur Erreichung eines Ziels den geraden Weg verschmähen und den unendlich verwickelten, oder besser uns kompliziert erscheinenden, vorziehen.

IV. Gilt die Dzierzon'sche Theorie für andere Hymenopteren?

Nachdem ich den Nachweis erbracht habe, dass die Dzierzon'sche Theorie in ihrer gegenwärtigen Fassung nicht einmal für die Honigbiene gilt, scheint die aufgeworfene Frage fast überflüssig. Weil aber, wie eingangs erwähnt worden ist, mehrere Stimmen laut geworden sind, die sich für ihre Übertragung auf andere Hymenopteren aussprechen, so erscheint eine Prüfung wünschenswert. Zugleich werde ich damit die Prüfung meiner (F. Dickel's) Sekrettheorie verbinden.

Zwei Hymenopterengruppen scheiden für Dzierzon's Lehre von vornherein aus, die Blattwespen und die Gallwespen. Bei den Gallicolen treffen wir eine ausgeprägte Heterogonie. Aus dem überwinterten, befruchteten Ei entstehen Weibchen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen, und zwar entwickeln sich aus ihren unbefruchteten Eiern sowohl Männchen wie Weibchen. Letztere legen befruchtungsbedürftige Eier, die nach ihrer Befruchtung überwintern und aus denen sich dann wieder die agamen Jungfernweibchen bilden. Die Eier aller Generationen werden an bestimmten Pflanzenteilen abgesetzt, wo infolge des Stichs des Insektes und der mit ihm verbundenen Zufuhr eines Sekretes die als Gallen (Blattgallen, Wurzelgallen, Triebgallen u. s. w.) bekannten Missbildungen entstehen. Von hohem Interesse, bis jetzt aber völlig unaufgeklärt, ist der häufig beobachtete sexuelle Dimorphismus dieser Gallen, der nach meinen Anschauungen etwas selbstverständliches ist. Ob meine Deutung richtig ist, bedarf noch genauerer Untersuchung. Ich erwähne das hier nur, um mir die Priorität zu wahren.

Bei den Blattwespen können sich, ähnlich wie bei den Aphiden, viele parthenogenetische, also telytoke Generationen folgen, bei denen also aus unbefruchteten Eiern nur Weibchen entstehen. Ob hier auf experimentellem Wege Beeinflussungen stattfinden können, mit anderen Worten, ob sie ursprünglich intermediär angelegte Formen sind, muss die zukünftige Forschung lehren. Zuletzt treten

geschlechtlich getrennte Formen auf, die sich begatten. Aus den befruchteten Eiern entstehen wieder die agamen Weibchen der ersten Generation.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Solitären. Auch unter ihnen scheiden einzelne Gruppen ohne weiteres aus. So alle *Halictus*-Arten, bei denen Heterogonie zu beobachten ist, und ebenso die Schmarotzerbienen, deren eigenartige Ernährungsverhältnisse in mancher Hinsicht an das bei den Gallicolen angedeutete erinnern. Eine Reihe von Forschern: Verhoeff (1892), Fabre (1890), Nicola, Friese (1889, 1891, 1895—1901) lehnen die Dzierzon'sche Lehre mehr oder minder deutlich ab. Andere nehmen überhaupt keine Stellung zu unserem Problem. Neuerdings ist im Gegensatz zu den Genannten Schleip (1913) und vor allem Armbruster (1912, 1913) für sie eingetreten. Beide glauben, dass sie die einfachste Lösung der Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Solitären bietet.

Die Arbeit Armbruster's (1913) zerfällt in einen biologischen und einen zytologischen Teil, welch letzteres sich auf die Spermatogenese von *Osmia cornuta* erstreckt. Der biologische Teil zeichnet sich aus durch außerordentlich sorgfältige Beobachtungen und gewissenhafte Registrierung derselben, der zytologische durch kritische Prüfung des wichtigsten Problems, der Reduktionsteilung, und vor allem durch ausgezeichnete Abbildungen, bei denen jedes Schematisieren ängstlich vermieden ist. Angesichts dieser großen Vorzüge befremdet es sehr, dass Armbruster in seinem theoretischen Teil sich überhaupt nicht an seine Befunde gehalten hat. Wir erleben vielmehr das merkwürdige Schauspiel, dass ein Autor seine eigenen Ergebnisse durch die anderer Autoren, an anderen Objekten gewonnenen widerlegt, dass er, um das zu erreichen, gezwungen ist, in seinem biologischen Teil seine zytologischen Befunde zu ignorieren und umgekehrt, und die Darstellung des letzteren schließen muss: „Das Resultat ist überraschend: Die *Osmia* ♂, deren Entstehung aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern biologisch so gut wie sicher erwiesen ist, aus Eiern, die offenbar wie die Drohneneier und die anderer Insekten zwei Richtungskörper ausgestoßen haben, und nach alledem die reduzierte Chromosomenzahl besitzen, reduzieren bei der Samenreifung diese Zahl noch einmal. Denn so sicher, wie die Spermatogonien etwa 16 Chromosomen von bestimmter Größe und Gestalt aufweisen, so sicher erhalten die Spermatiden nur 8 Chromosomen von der gleichen Größe und Gestalt."

Prüfen wir nun den biologischen Beweis für die parthenogenetische Entstehung der *Osmia*-Männchen, so kommen wir zu dem noch viel überraschenderen Resultate, dass Armbruster sich bei ihm überhaupt nicht auf seine eigenen Befunde stützt. Er führt vielmehr folgende drei Gründe an, deren kurze Besprechung notwendig ist: 1. „Wenn aber fakultative Parthenogenese bei Hyme-

nopteren nachgewiesenermaßen weit verbreitet ist, z. B. bei *Halictus*." Also hier auf S. 265 wird *Halictus*, von dem es auf S. 262 heißt: „Ja bei einem Teile der Solitären selbst gilt die Dzierzon'sche Theorie nicht, denn *Halictus* besitzt einen Generationswechsel . . ." zur Stütze der Lehre angeführt, die auf ihn selbst nicht anwendbar ist! 2. „Wenn Adam gezeigt hat, dass auch *Osmia* beim receptaculum seminis und seinem Ausführweg Vorrichtungen besitzt, die in jedem Augenblick die Befruchtung oder Nichtbefruchtung nach Willkür des Weibchens ermöglicht, dann kommt für die *Osmia* und ihre auffällige Geschlechtsverteilung biologisch nur diese Art der Geschlechtsbestimmung in Frage." In anderen Worten sagt Armbruster: „Der Bau des Muskelapparates der Geschlechtsorgane ist bei den Solitären sehr ähnlich wie bei den „nahe verwandten" Apiden". Das ist doch etwas ganz Selbstverständliches. Es wäre höchst verwunderlich, wenn die Solitären sich in diesem Punkte wesentlich von den Sozialen unterschieden, wenn hier durchgreifende morphologische Verschiedenheiten bestehen sollten. Dass ein Verschluss vorhanden sein muss, der sich im bestimmten Augenblick öffnen lässt, ist ebenso selbstverständlich. Ein Reservoir ohne Verschluss läuft aus wie ein gefülltes Fass mit offenem Hahn. Dass der Verschluss geöffnet und geschlossen werden kann, ist ja gerade das Charakteristikum des Reservoirs. Ohne diese Eigenschaft könnte es seine Funktion überhaupt nicht erfüllen, ebensowenig wie das Fass den Wein spenden könnte, wenn der Wechsel nicht durchbohrt wäre.

Eine notwendige Forderung ist es aber auch, dass der Muskelapparat im Sinne einer Saugpumpe wirkt, also die gleichen Komplikationen, und wahrscheinlich nicht nur bei den Hymenopteren aufweist. Das ist bedingt durch die Vorgänge beim Begattungsakte, die von Leuckart (1860) erstmals geschildert worden sind, aber scheinbar wenig bekannt sind. Er berichtet: „Unerwartet und überraschend war der Umstand, dass der Samen dabei in die Eileiter gelangte. Was dabei noch auffälliger war: die Samenblase bei den Königinnen war noch völlig jungfräulich, ohne einen einzigen Samenfaden, nur mit der bekannten wasserhellen Flüssigkeit gefüllt. Das Volumen der ausgedehnten Eileiter war bei meinen Königinnen vielmal größer als das Volumen des Samenbehälters." Ferner (1885): „Obwohl es keinem Zweifel unterliegt, dass die Samentasche zur Aufbewahrung und Konservierung des Spermas dient, so darf man doch nicht meinen, dass dasselbe beim Begattungsakte direkt in sie übertritt. Bei Königinnen, die unmittelbar nach dem Begattungsakte untersucht werden, findet man die Samentasche noch ohne Sperma. Dafür aber sind die beiden Ovidukte strotzend mit Samen gefüllt und derartig ausgedehnt, dass sie an Masse wenig hinter den Eierstöcken, die einstweilen freilich noch kein reifes Ei ent-

halten und ihre volle Entwickelung noch nicht erreicht haben, zurückstehen." Ferner (1878): „Bei der nachträglichen Füllung der Samenblase geht eine nicht unbeträchtliche Menge Sperma verloren, denn der Inhalt des Receptaculums beträgt auch bei günstigster Schätzung kaum ein Viertel der anfangs im Eileiter vorhandenen Samenmasse."

Diese Verhältnisse, die wohl ohne weiteres auf alle Hymenopteren übertragbar sind, lassen den komplizierten Bau der Saugpumpe des receptaculum seminis nicht nur verständlich, sondern notwendig erscheinen. Nur durch ihre Fähigkeit kann das Einwandern des Samens in den Samenbehälter ermöglicht werden. Dabei wird wohl auch die Eileiterklappe, unbeschadet ihrer anderweitigen Funktion, aktiv sein und das ohnehin starke Abfließen des Samens durch die Scheide nach außen zum Teil verhindern.

Aus diesen biologisch wohlbegründeten Verhältnissen aber auf die Richtigkeit der Dzierzon'schen Theorie zu schließen, ist nicht angängig. Da aber gerade dieser Punkt der wichtigste, um nicht zu sagen einzige in Armbruster's Beweisführung ist, muss seine Theorie auf sehr schwachen Füßen stehen.

3. „Wenn zudem nun auf's neue unzweifelhaft festgestellt werden konnte, dass bei der so nahe verwandten Honigbiene die Eier der Drohnenzellen sich von den anderen in dem Punkte unterscheiden, dass sie ‚nie' ein Sperma oder Spuren davon zeigen . . ." Die Frage der „nahen" Verwandtschaft will ich ganz aus dem Spiele lassen, ebenso Armbruster nicht verantwortlich machen für das „nie". Aber er macht ja hier seine Fragestellung zum Beweis. Er wollte ja gerade untersuchen, ob die Verhältnisse bei der Honigbiene auf die Solitären übertragen werden können. Diese Frage sollte durch einwandfreie Beobachtungen entschieden werden, nicht aber auf Grund dogmatischer Vorstellungen unter allen Umständen bejaht werden.

Da Armbruster durch seine Arbeit unzweifelhaft und unzweideutig die Haltlosigkeit der Dzierzon'schen Lehre für *Osmia* nachgewiesen hat, gehe ich näher auf sie ein, zumal sich seine Ergebnisse mit denen aller Solitärenforscher decken.

Armbruster geht von den sicher festgestellten Beobachtungen Fabre's, die auch durch Popovici (1909, 1910) bestätigt worden sind, aus, dass die Nahrungsmenge ohne jeden Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ist. Sie wirkt nur volumenbestimmend. Ebenso kann er das von Verhoeff und unabhängig von ihm von Fabre entdeckte Gesetz der Proterothesie bestätigen. Diese Regel, dass zuerst die sich zu Weibchen entwickelnden, später die sich zu Männchen entwickelnden Eier gelegt werden, kann, wie er feststellt, auch Ausnahmen erfahren. Die Erkenntnis der Ursachen dieser Ausnahmen ist für die Lösung unseres Problems von grundsätzlicher Bedeutung. Ich gehe deshalb näher darauf ein und zitiere,

um jedes Missverständnis auszuschließen, möglichst viel wörtlich. „In einem kugeligen Hohlraum mit rückwärts anschließendem engen Schacht hatte *Osmia cornuta* genistet. Sie hatte nicht etwa allein sich mit dem Schacht begnügt, sondern auch den kugeligen Raum, eine ungewohnte Nistgelegenheit „geschickt" durch Zwischenwände in kleinere Kammern eingeteilt und auf diese Weise ausgenützt. Leider ließ sich der Inhalt von zwei Zellen dem Geschlecht nach nicht näher bestimmen (zwei tote Larven). Eines ist sicher, hier hatte das Gelege nicht begonnen mit Weibchen, sondern gleich im Anfang wurde ein männliches Ei gelegt und wahrscheinlich die gewöhnliche Ordnung auch sonst noch einmal, den anormalen Raumverhältnissen entsprechend abgeändert." Weiter: „In einer bei Straßburg ausgegrabenen Zelle, gebaut von *Antophora fulvitarsis* Brullé, findet sich hier unten ein weiblicher, oben ein männlicher Kokon, ein Beweis neben den andern für die Übereinstimmung des ‚Geschlechts' eines Eies mit den Raumverhältnissen, unter Umständen entgegen der gewöhnlich innegehaltenen Reihenfolge." Ferner: „In Fig. 1 finden sich zwei Nester (von *Chalicodoma*. O. D.) mit einigen Angaben über die vorgefundene Geschlechtsverteilung: die Männchen haben die äußeren i. a. kleineren, die Weibchen die mittleren, geräumigeren Zellen inne. Ein anderes Nest war länglich und von *Chalicodoma* ♀ in die vom Steinhauer ausgehauene Gliederung einer Fensterbrüstung eingebaut. Die breite Hohlkehle enthielt die Weibchen, der engere, rechtwickelig geknickte Falz die Männchen."

Gestützt auf Befunde Fabre's berichtet er: „Jedes Weibchen kann, je nachdem ihm Nistgelegenheit geboten wird, ein Geschlecht im Gelege unterdrücken; also besteht auch eine etwaige, progam festgelegte Geschlechtsproportion nicht. Gab er nämlich ganz enge künstliche Nester, oder die ammonitenartigen, gleichmäßig aufgerollten Schalen von *Helix caespitum* (= *Xerophila ericetorum*), so erhielt er in günstigen Fällen so gut wie ausschließlich Männchen."

Bei der *Osmia cornuta* ist nach seinen Untersuchungen das Geschlecht schon sehr frühzeitig bestimmt: „Bei dieser allem Anschein nach ganz jungen Larve finden sich doch schon im Hoden, und zwar in seiner größten Ausdehnung, vielzellige Rosettenstadien der Spermatocyten." Aus diesen und anderen Gründen hält er eine Beeinflussung der Larve durch das Futter hinsichtlich des Geschlechts für undenkbar. Deshalb sind auch die eigenartigen Verhältnisse, die Popovici entnommen sind, nicht durch solche Einflüsse zu erklären. Aus der Arbeit dieses Autors ergibt sich nämlich, dass unter ungünstigen Verhältnissen die Geschlechtsgrenze sich deutlich zugunsten der Männchen verschiebt, wobei sich die Mortalität in gleichem Grade auf Männchen und Weibchen erstreckt. „Wäre der geschlechtsbestimmende Einfluss der Futtermenge über-

haupt annehmbar, hier könnte man dann obige Verhältnisse unschwer folgendermaßen erklären: Die Anzeichen deuten auf anormale Bedingungen, nicht der Temperatur u. s. w. (denn sonst hätten auch die übrigen Nester gelitten), sondern am ehesten des Futters; das geringe oder schlechte Futter begünstigt das Entstehen von Männchen." Es ist nicht recht verständlich, warum Armbruster den Gedankengang unvermittelt abbricht und von der Qualität zur Quantität überspringend fortfährt: „Da aber, wie erwähnt, die Futtermenge keinen Einfluss haben kann und eine andere Erklärung gesucht werden muss, wäre die Erscheinung einer genaueren Prüfung und Untersuchung wert. Man wird, die allgemeinere Gültigkeit der Beobachtung vorausgesetzt, die anormalen Verhältnisse suchen müssen beim bauenden Weibchen." „Nachdem durch Fabre's verdienstreiche Experimente unzweifelhaft festgelegt ist, dass die Bestimmung der Zellen und ihres Inhalts normalerweise vom Weibchen abhängt . . .", da ferner eine progame Bestimmung ausgeschlossen ist, „kann nur noch in Frage kommen, ob das Weibchen von dem Augenblick der Eiablage bis zur Fertigung des Zellverschlusses das Geschlecht des Eies beeinflusst. Man könnte an sich an eine Bespeichelung des Eies denken, denn das Ei ist tatsächlich sorgfältig am Futterballen festgeklebt (siehe Fig. c)." Es folgt dann nach einer kurzen Zurückweisung der F. Dickel'schen Anschauungen, die offenbar auf einem Missverständnis beruhen, an dem aber mein Vater wohl die Hauptschuld trägt, der eingangs kritisierte merkwürdige Beweis, während doch seine Ergebnisse nur einen Schluss zulassen, den er etwa folgendermaßen hätte formulieren können: Die übereinstimmenden Beobachtungen aller Solitärenforscher weisen darauf hin, dass die Zellengröße ein für die Geschlechtsbestimmung außerordentlich wichtiger Faktor ist. Nicht etwa deshalb, weil in den größeren Zellen ein größerer Futtervorrat aufgespeichert werden kann, denn die Futtermenge spielt keine Rolle, wohl aber insofern, als sie den sichtbaren Ausdruck gewisser physiologischer Zustände des bauenden und legenden Weibchens darstellt. Dieser Zustand kann, wie einige Beobachtungen, die der eingehenden Untersuchung noch bedürfen, zeigen, möglicherweise durch äußere Faktoren beeinflusst werden. Aus diesem Grunde ist es nicht wahrscheinlich, dass die Dzierzon'sche Lehre auf die Solitären übertragbar ist. Weil aber die gleichen Zustände die Ablage von befruchteten resp. unbefruchteten Eiern zur Folge haben können, kann auf biologischem Wege nur die Unwahrscheinlichkeit, nicht die Haltlosigkeit dieser Theorie gefolgert werden. Diesen Nachweis ermöglichen uns die zytologischen Befunde. Die Untersuchungen über die Spermatogenese haben ergeben, dass die einzige stattfindende Reifeteilung eine Reduktionsteilung ist. Das wäre unmöglich, wenn die Männchen auf parthenogenetischem Wege ihre Entstehung nähmen. Biologie und

und Zytologie befinden sich also in gutem Einklange und ergänzen sich zum Beweis, dass die Dzierzon'sche Lehre für *Osmia cornuta* nicht gilt. Da die von Granata (1909) von einem anderen Objekte (*Hylocopa*) erzielten Bilder ebenfalls auf Reduktion der Chromosomenzahl hinweisen, kann dieser Satz wohl auf alle Solitären übertragen werden.

Das wäre die einzig zulässige und jeder Kritik standhaltende Folgerung Armbruster's gewesen.

Ich kann mit dieser Feststellung die Solitären noch nicht verlassen, weil sie eine Reihe von Momenten zeigen, die außerordentlich zugunsten der Sekrettheorie sprechen und die sich bei *Andrena orina* zum direkten Beweise steigern. Alle Autoren stimmen darin überein, dass das Ei aller Solitären, soweit nicht Parasitismus eine Änderung des Instinktes erzeugt hat, auf einen Futterballen abgesetzt wird, der sich aus zwei Substanzen zusammensetzt, dem Pollen und dem „Nektar" oder „Honig". Ersterer bildet die feste Grundmasse, letzterer lagert meist als dünne flüssige Schicht obenauf; oder aber der Pollen ist mehr oder weniger stark mit der Flüssigkeit durchfeuchtet. Ich illustriere das durch einige Zitate, die sich beliebig vermehren ließen. Friese (1912) sagt von *Macropis* Pz.: „Ebenfalls eine interessante Bienengattung, die durch die starke Benetzung und Anfeuchtung ihres eingesammelten Pollens schon auf höchstentwickelte Bienenformen hinweist." Von *Prosopis* weiß er zu berichten: „Die Tierchen verschlucken offenbar den Nektar und Pollen der Blumen und geben nachher ein Gemisch als Larvenfutter wieder von sich." Über *Dasypoda* teilt er mit: „Die einzelnen Pollenladungen sollen sie während der Zeit, dass sie die folgende einschleppen, mit Sand zudecken, um, wenn sie genug Vorrat haben, denselben mit Honig (wohl Nektar) zu benetzen." Am interessantesten aber sind folgende Angaben: „Ein Teil der sammelnden Bienen speichert also mehr flüssigen Futterbrei auf, bestehend aus Nektar und Pollen oder auch Honig, der andere mehr trockenen Pollen, der nur, um besser zusammenzuhalten (? O. D.), mit Nektar (? O. D.) durchfeuchtet ist. Alle mehr flüssigen Nahrungsbrei aufspeichernden Bienen scheinen erst den Pollen ihrer Lieblingsblumen einzutragen, und nachher den Nektar. Bei *Andrena orina* wird kein Nektar eingetragen, sondern nur Pollen, und zum Schluss aus den zur Brutzeit so stark entwickelten Drüsen des Legeapparats ein Sekret mit dem Ei über den Pollenhaufen ergossen." „Ist die Zelle beinahe halb angefüllt, so bereitet sie diesen trockenen Pollen zur Aufnahme des Eies vor. Genau habe ich diesen Vorgang natürlich nicht beobachten können; aber stets fand ich, sobald das Ei abgelegt war, die Zelle verschlossen vor, und zwar durch einen runden, flachen Deckel aus verkittetem Sand, den Pollen jetzt mit einer klaren Flüssigkeit übergossen. Die Flüssigkeit halte ich

für das Sekret der großen, nur zur Brutzeit entwickelten, das Abdomen der Länge nach durchziehenden, paarigen Drüsenschläuche, die unmittelbar am Grund des kurzen Wehrstachels münden."

Die Verhältnisse bei *Andrena ovina* bieten uns den Schlüssel, woher die Flüssigkeit kommt, mit der der Pollen durchfeuchtet wird und woher der „Nektar" kommt, der so urplötzlich bei der Eiablage erscheint. Die Ergebnisse bei *Apis mellifica* aber lehren uns ihre wahre Bedeutung kennen.

Ob auch bei den übrigen Solitären, ob bei allen oder nur einem Teil von ihnen die Geschlechtssekrete bildenden Drüsen mit dem Geschlechtsapparat verbunden sind, ob etwa eine Funktionsänderung von Drüsen, die in den Mundwerkzeugen münden, stattgefunden hat, ob es sich um Neubildungen handelt, Fragen, die eine natürliche Phylogenie der Bienen anbahnen helfen, bleibt der künftigen Forschung überlassen. Auch wird sie zu entscheiden haben, ob bei den staatenbildenden die Verlagerung nach dem Kopfe eine primäre oder sekundäre Erscheinung ist. Dass bei ihnen die starke Entwickelung dieser Drüsen in Korrelation steht mit der Rückbildung der Keimdrüsen und umgekehrt, lehren uns die anatomischen Verhältnisse der Honigbiene, die wohl in Verbindung oder Abhängigkeit mit dem Erlöschen des Brunstinstinktes der einen und dem Rudimentärwerden des Brutpflegeinstinktes der anderen zu der Trennung der arbeiterähnlichen Weibchen, die als Atavismen vielleicht durch die „schwarzen Bienen" vertreten sind, in Arbeitsbienen, d. h. geschlechtsbestimmende, brutpflegeübende Bildeweibchen und die zur reinen Eiermaschine herabgesunkenen Königinnen oder Paarweibchen geführt haben. Ich schlage für erstere den Namen die Gonokelenten[5]), für letztere den Namen die Blastotoken[6]) vor. Es ist wohl kein Zufall, dass mit der Ausbildung der Keimdrüsen eine Rückbildung der Mundwerkzeuge vor sich geht, die bei der Bienenkönigin so weit vorschreitet, dass sie zur selbständigen Nahrungsaufnahme unfähig wird.

Verhoeff (1892) sagt: „Gewisse biologische Erscheinungen werden unbeachtet gelassen, weil man häufig nicht imstande ist, die Tragweite zu erkennen, welche ein summarisches Wissen derselben bietet. Es ist mir sehr einleuchtend, dass die Naturforscher kommender Zeiten bisweilen mit Lächeln manche der heutigen deshalb betrachten, weil sie so sehr biologischen und physiologischen Untersuchungen den Rücken gekehrt haben. Die größten Fragen richten sich nicht nur auf den Bau der Tiere, sondern viel mehr auf ihr Leben, denn durch die Kenntnis der Lebensgeschichte werden wir befähigt für die Erkenntnis des indirekten (vielleicht auch direkten) Wirkens der Umgebung auf die Formen."

5) *γονή* Geschlecht, *κελεύω* antreiben, befehlen.
6) *βλάστη* Keim, *τόκος* (*τίκτω*) erzeugen.

Unter diesem Gesichtspunkte will ich hier eine Beobachtung einflechten, die bisher von keinem Forscher veröffentlicht worden ist, also scheinbar unbekannt ist. Ob sie von Bedeutung ist, ob sie vielleicht zur Entscheidung unseres Problems beiträgt, lässt sich vorläufig nicht sagen. Das Füttern der Königin und ebenso der eierlegenden Arbeitsbiene geht in verschiedener Weise vor sich. Man kann deutlich zwei Arten unterscheiden. Bei der einen wird der Rüssel weit ausgestreckt und man sieht ihn bei beiden Tieren völlig frei. Diese Art ist auch zu beobachten, wenn sich Arbeitsbienen untereinander füttern. Bei der anderen sind die Mundwerkzeuge dicht aneinander gepresst, so dass die Köpfe sich dicht berühren. Diese Art ist nur beim Füttern der Königin oder Pseudokönigin zu beobachten und geht stets der Heranbildung der letzteren zuvor.

Ich gehe über zu den staatenbildenden Formen. Bei den Trigonen und Meliponen, die hinsichtlich der Brutpflege sehr an die Solitären erinnern, scheint die Dzierzon'sche Lehre ganz ausgeschlossen zu sein. Es spricht nicht das Geringste dafür, dass die begattete Mutter auch unbefruchtete Eier legt, wohl aber liefern sie direkte Beweise für die Sekrettheorie, wie sie kaum klarer bei *Andrena orina* sein können. Nicht einmal die verschiedene Zellengröße können die Anhänger Dzierzon's als Erklärungsfaktor für das Befruchten oder Nichtbefruchten der Eier anwenden, denn Männchen und Arbeitsbienen entstehen in den gleichen Zellen, während die Weibchen bei den Trigonen in typischen, randständigen Weiselzellen, bei den Meliponen aber ebenfalls in Zellen entstehen, die sich in nichts von den übrigen unterscheiden. Nach der Dzierzon'schen Lehre könnten also überhaupt keine Königinnen gebildet werden. Ebensowenig vereinbar mit ihr ist es, dass die Weibchen als legeunfähige, von Arbeitsbienen durch den Mangel des Sammelapparats unterschiedene Tiere ausschlüpfen, die erst im nächsten Frühjahr mit der Gründung einer neuen Kolonie begattungs- und fortpflanzungsfähig werden. Unter diesen Umständen ist es unverständlich, wie Silvestri (1906, 1908) zu der Behauptung kommt, bei den Meliponen gelte die Dzierzon'sche Theorie in vollem Umfange.

Tomaschek (1879, 1880) berichtet, dass sofort, wenn die Königin ein Ei abgelegt hat, eine Arbeitsbiene auf die Zelle zustürzt, Futter reicht und sie verdeckelt. Dieses Füttern kann aber gar nichts anderes sein wie eine Sekretzufuhr, weil nach übereinstimmenden Beobachtungen das Ei stets auf den vorher eingetragenen Pollenballen abgesetzt wird. Nach Drory (1872, 73, 74) findet man es senkrecht auf der Pollenschicht festgeklebt, mit dem einen Pole frei in den Zellenraum ragend, in einer dünnen „Honig"-schicht gewissermaßen schwimmend. Dass es sich nicht um Honig

handeln kann, geht aus den Vorgängen bei der Futterversorgung hervor. Durch v. Ihering (1903) wissen wir aber ganz genau, was für eine Flüssigkeit hier vorliegt. Es handelt sich um eine wasserklare, säuerlich schmeckende Flüssigkeit, die bei den verschiedenen Arten in größerer oder geringerer Menge dem Futterbrei zugefügt wird. Beim Verdampfen hinterlässt sie ein ameisensaures Salz. Frische Brutwaben sind mit ihr so stark getränkt, dass sie an den Bruchstellen abfließt. Auch wird an den Brutwaben das erwähnte Salz abgeschieden.

Diese letztere Erscheinung gibt wohl auch den Schlüssel dafür, dass die Zellen alsbald nach Ausschlüpfen der Brut vernichtet werden. Niemals wird eine Zelle zum zweiten Male benützt.

Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei einigen Apiden. *Apis dorsata* baut nur eine Zellenart. Auch hier muss die Dzierzon'sche Lehre schon aus diesem Grunde versagen. Man sollte nun erwarten, dass hier die Kritik eingesetzt hätte. Das ist aber nicht der Fall. Wo ich den Punkt berührt fand, wird mit einer — sit venia verbo — gewissen Eleganz die gefährliche Klippe umgangen und übergesprungen zu der Feststellung, dass stets auch unbegattete Hilfsköniginnen vorhanden sind, die möglicherweise auch Eier legen. Der Sekrettheorie entstehen keine Schwierigkeiten. Die Versuche auf reinem Drohnenbau, vor allem aber die Betupfungsversuche mit Drohnenfuttersaft lassen erkennen, dass die erstmalige Abgabe des Sekrets bei den nachfolgenden den gleichen Reiz auslöst. Ein für das Bestehen der Art verhängnisvolles Mischen verschiedener Sekrete wäre hypothetisch daher nur bei der zweiten Brutgeneration möglich. Das ist aber unmöglich gemacht dadurch, dass keine Zelle zum zweiten Male benützt wird. Ist die gesamte Brut ausgekrochen, so lässt das Volk seine Wabe im Stich und baut sich ein neues Heim. Nahrungsmangel kann nicht die Ursache sein, denn sehr häufig siedelt sich die Kolonie in nächster Nähe, nur wenige Meter oder in noch geringerer Entfernung vom alten Baue an. Wie sich dieses Abwandern, dessen Spuren sich im Schwärminstinkt der Honigbiene erhalten haben, entwickelt hat, als Folge der Sekretwirkungen, das zu erörtern will ich hier unterlassen, weil ich den Boden der sicheren Beobachtung nicht verlassen will.

Es ist sicher kein zufälliger Parallelismus, dass erst mit Ausbildung von drei verschiedenen Zellsorten, wie sie uns bei den höheren Apiden entgegentritt, die Zellen mehrfach zur Brutpflege benützt werden. Hier reguliert die Zellengröße das Sekret. Hier bleiben allein die Völker dauernd ihren Waben treu. Nur im Schwärmen, dem Abziehen eines Teils des Volkes mit der alten Königin, tritt der Urinstinkt noch zutage.

Die sozialen Wespen und Hummeln erinnern in vieler Hinsicht an die Honigbiene. Ob hier die Mehrzahl der Männchen ebenfalls

aus unbefruchteten Eiern entsteht, ob nur unter Ausnahmezuständen, oder überhaupt nicht befruchtete Eier Drohnen ergeben, oder ob das Gegenteil der Fall ist, lasse ich dahingestellt. Die Verhältnisse der Spermatogenese, die von Mark und Copeland (1907) für *Vespa maculata*, von Meves und Duesberg (1908) für *Vespa crabro* und *Vespa germanica* studiert sind, scheinen zugunsten einer parthenogenetischen Entstehung zu sprechen. Eine sichere Entscheidung lassen aber ihre Resultate nicht zu. Sollte das zutreffen, so wäre die biologische Untersuchung sehr interessant, ob auch bei ihnen gelegentlich Männchen aus befruchteten Eiern entstehen können.

Für die Ameisen gilt die Dzierzon'sche Theorie sicher nicht. Wenn trotzdem vereinzelt die entgegengesetzte Anschauung ausgesprochen worden ist, so ist das nur auf das ungesunde Streben zurückzuführen, die Natur in ein Schema zu zwingen. Das Material eingehend zu sichten, hieße den Umfang dieser Arbeit verdoppeln. Ich beschränke mich daher darauf, verschiedene Punkte hervorzuheben. Schon Wheeler (1904) hat darauf hingewiesen, dass der Mangel von Zellen die Ablage von nur einer Eisorte, nämlich befruchteter, annehmbar macht. Gegen diese Stellung kann ernstlich ein Einwand nicht erhoben werden, es sei denn, dass man sich auf den Boden der Präformationstheorie stellt. Es genügt dann aber nicht die Annahme von dreierlei Eiern, sondern es müssten viel mehr verschiedene Sorten vorhanden sein. Es wäre sonst ganz unmöglich, die Vielgestaltigkeit im Ameisenstaat zu erklären, wie sie uns in den Königinnen, Männchen, Arbeitern und Soldaten, den Ergatoiden, die Wasmann als Königinnen im Arbeitergewand bezeichnet, den gynäkoiden Arbeitern, die sich nur durch starke Entwickelung der Ovarien von gewöhnlichen Arbeitern unterscheiden, den Makroergaten, riesig entwickelten Arbeitern und den Mikrogynen, zwerghaft ausgebildeten Weibchen, den Ergatomorphen, d. h. arbeiterähnlichen Männchen, die z. B. von *Anergates* und *Epoecus* beschrieben sind, entgegentreten. Nach der Sekrettheorie erklärt sich ihr Auftreten ganz ungezwungen[7]). Selbst die wohlbegründete *Lomechusa*-Theorie, die Wasmann (1895) zur Erklärung der Pseudo-

7) Nach den Anschauungen vieler Autoren soll das „Belecken" der Ameiseneier und Puppen durch die Arbeiter die Schimmelbildung verhindern. Dieser Anschauung steht entgegen, dass jene Pilze Saprophyten, nicht Parasiten sind. Es liegt also näher, anzunehmen, dass Eier und Puppen infolge der mangelnden Pflege absterben und dann den Nährboden für die m. W. bis jetzt noch nicht näher untersuchten Pilze abgaben, als dass letztere die Ursache des Sterbens waren. Unmöglich ist auch das nicht. Manche *Cordyceps*-Arten scheinen pathogen zu sein. Die Untersuchungen Schwangardt's über *Cordyceps*-Infektionen an den Puppen von *Polychrosis* und *Conchylis* unterstützen diese Anschauung. Eine sichere Entscheidung ist auch in diesem Falle noch nicht gefallen, und die beim „Anhäufeln" fast gleich große Mortalität in Gegenden, die frei von *Cordyceps* waren und solchen, in denen er vorhanden war, mahnen zur Vorsicht.

gynen aufgestellt hat, steht im Widerspruch mit der Lehre Dzierzon's, während sie für die Dickel'sche nur eine willkommene Ergänzung bedeutet. Völlig rätselhaft wäre ferner nach Dzierzon das Auftreten der Monstrositäten und Gynandromorphen, während ihr Ausbleiben hier, wo die regulierende Wirkung der Zelle fehlt, nach meiner theoretischen Auffassung beinahe merkwürdiger wäre. Ich glaube auch, dass Zwitterformen bei Ameisen noch viel häufiger sind als sie beobachtet werden, jedoch auf sehr frühen Entwickelungsstadien schon ihrem Schicksal verfallen. Dafür spricht folgendes: Wenn z. B. *Atta octospinosa* 40 Tage und mehr in ihrem einsamen Verließ zubringen muss und zum Fasten verurteilt, noch obendrein die frisch angelegte Pilzkultur ernähren muss, so ist das Auffressen der eigenen Eier oder ihre Verwendung zum Düngen der *Rhoxites gangylophora* sehr leicht erklärlich. Ebenso, wenn Königinnen oder Arbeiter anderer Arten experimentell zum Hunger verurteilt werden. Wenn aber von fast allen Autoren berichtet wird, dass ein Verzehren der eigenen Brut unter normalen Ernährungsverhältnissen, oder gar bei reichlicher Fütterung (Viehmeyer) eine gewöhnliche Erscheinung ist, die so schlecht zu dem stark entwickelten Brutpflegeinstinkt der Ameisen passt, so weist das m. E. darauf hin, dass in diesen Fällen Missbildungen vorliegen, die vermöge der polyphagen Lebensweise nicht wie bei den Bienen aus dem Stocke entfernt werden, sondern aufgefressen werden.

Aber auch direkte Beweise gegen die Dzierzon'sche Lehre liegen vor. Tanner (1892) hat beobachtet, dass aus Arbeitereiern der *Atta cephalotes* sowohl Männchen, als Weibchen, als Arbeiter entstehen können. Ebenso lieferten nach Comstock die Arbeiterinnen von *Lasius niger*, var. *americanus*, ausschließlich wieder Arbeiter, niemals aber Männchen oder Weibchen[8]). Derin der Literatur bekannteste Fall ist der Reichenbach'sche. Reichenbach (1902) brachte im Jahre 1899 elf Ameisenarbeiter von *Lasius niger* in ein leeres Beobachtungsnest. Schon nach einigen Tagen bemerkte

8) Das „südafrikanische Ackerbaujournal" brachte 1913 die Nachricht, dass der theoretisch und praktisch tüchtige Bienenwirt Onion, an dessen Angaben nicht gezweifelt werden dürfe, mit Sicherheit festgestellt habe, dass die südafrikanische Arbeitsbiene Eier lege, aus denen sich wieder Arbeitsbienen, nur selten aber Männchen entwickeln. Sollte sich diese Angabe — ich stehe ihr noch skeptisch gegenüber — bewahrheiten, dann wäre das von großer Bedeutung für Phylogenie und Parthenogenese. Die in Betracht kommende Biene ist im ungünstigsten Fall nur eine Rasse, die, wie die afrikanische Tierwelt vielfach überhaupt, eine altertümliche Instinktentwickelung aufweist. Trifft das zu, dann wäre es wahrscheinlich, dass nicht die Parthenogenese sich aus der bisexuellen Form entwickelt hat, sondern umgekehrt. Jedenfalls obwaltet hier ein auffallender Parallelismus mit den Comstock'schen Befunden, weshalb ich die Mitteilung, ich wiederhole in aller Reserve, wiedergegeben habe.

Auf unsere klimatischen Honigbienenrassen ist der Befund Onion's unter keinen Umständen anwendbar.

er mehrere Eihäufchen. Zu seinem Erstaunen fielen sie nicht dem Kannibalismus, einer also auch ihm wohlbekannten Erscheinung, zum Opfer, sondern die aus ihnen stammenden Larven verpuppten sich und lieferten typische Arbeiter. Diese Kolonie hielt er 3 Jahre lang, und regelmäßig, wenn im Freien Männchen auftraten, zeigten sich auch bei ihm Männchen. Niemals zeigten sich auffallenderweise auch Weibchen.

Diese Befunde beweisen, dass Dzierzon's Theorie auf die Ameisen nicht anwendbar ist. Es ist nun recht bedauerlich, dass den Tatsachen Gewalt angetan wird, um sie mit einer an sich recht zweifelhaften Lehre in Einklang zu bringen, statt umgekehrt die Theorie als den unzutreffenden und abänderungsbedürftigen Faktor anzuerkennen. Insbesondere wird neuerdings häufig die Behauptung aufgestellt, die eierlegenden Arbeiter Reichenbach's seien begattet gewesen.

Ich muss auf diesen Punkt etwas näher eingehen, weil namentlich durch die Darstellung Nachtsheim's bei dem mit der Materie weniger Vertrauten der Anschein erweckt werden kann, als ob diese Lösung der Schwierigkeiten eine recht einfache Sache sei, die mit den Erfahrungen der Ameisenbiologie wohl in Einklang zu bringen sei. Er bezieht sich auf folgende Stelle Wasmann's (1895): „Die Möglichkeit der Befruchtung eines solchen ergatoiden Weibchens durch Männchen desselben Nestes, etwa auf der Nestoberfläche, zur Zeit des sonstigen Paarungsfluges . . . halte ich jedoch nicht für ausgeschlossen, da es auch manchmal bei Arten, deren beide Geschlechter geflügelt sind, vorkommt und bei *Formixenus*, wo die Männchen ergatoid und flügellos sind, sogar die Regel zu sein scheint." Nachtsheim meint nun: „Was mich aber ganz besonders veranlasst, anzunehmen, dass die Arbeiterinnen Reichenbach's begattet gewesen sind, ist die Tatsache, dass es bei den Ameisen . . . die verschiedensten Zwischenformen zwischen Arbeitern und Weibchen gibt (s. z. B. Wasmann, 1895)." Von der Haltlosigkeit seiner Annahme hätte sich Nachtsheim durch Studium der von ihm zitierten Arbeit überzeugen können; denn dort schreibt Wasmann: „Übergänge kommen weder zwischen den ergatoiden und normalen Weibchen, noch zwischen ihnen und den Arbeiterinnen vor." Dass aber einem sorgfältigen Beobachter wie Reichenbach unter elf Ameisen ein etwa vorhandenes ergatoides Weibchen entgangen wäre, ist doch wohl nicht anzunehmen.

Die Unmöglichkeit der erfolgreichen Begattung von Arbeiterinnen hat aber Adam (1912) durch seine Untersuchungen über den Bau ihres Geschlechtsapparats direkt bewiesen.

Verschiedene Autoren, Janet (1909), Miss Fielde (1905) haben die Reichenbach'schen Befunde an verschiedenen Ameisenarten nachgeprüft und sind zu einem negativen Resultate gekommen.

Sie erhielten aus den unbefruchteten Eiern stets Männchen. Daraus folgt aber noch lange nicht, dass die Beobachtungen Reichenbach's, Comstock's und Tanner's umgedeutet werden müssen. Um so weniger, als in neuester Zeit Crawley (1911) ebenfalls an *Lasius niger*, aus unbefruchteten Eiern, die von Arbeiterinnen gelegt waren, Arbeiter erzielte.

Nach Miss Fielde's (1905) Ansicht darf man nicht jedes von Arbeitern gelegte Ei für unbefruchtet halten, weil gewisse Anzeichen bestehen, dass auch Arbeiter begattet werden können. Diese recht vorsichtigen Äußerungen sind durch Adam's positive Befunde insofern widerlegt, als eine erfolgreiche Begattung vollständig ausgeschlossen ist. Nun befindet sich in der gesamten Ameisenliteratur, die ich gut zu kennen glaube, nur eine einzige positive Mitteilung darüber, und diese scheint ganz unbekannt zu sein. Wir verdanken sie Huber, und ich will sie der Vergessenheit entreißen: „Auch die Ameisen liefern uns häufig eine auffallende Analogie; wir haben freilich die Arbeiter nie Eier legen sehen, sind aber Zeugen ihrer Verhängung gewesen. Diese Tatsache konnte von mehreren Mitgliedern der Genfer naturforschenden Gesellschaft, denen wir sie vor Augen gestellt haben, bezeugt werden. Die Verhängung mit dem Männchen hatte immer den Tod der Arbeiterin zur Folge. Ihre Bildung gestattet ihnen also nicht, Mutter zu werden." Bei der anerkannten Zuverlässigkeit Huber's und im vorliegenden Fall ganz besonders bei der ausdrücklichen Berufung auf Zeugen, kann an der Richtigkeit der Beobachtung wohl kaum gezweifelt werden.

Zum Schluss sei mir noch ein flüchtiger Blick auf ein Nachbargebiet gestattet, indem ich eine Stelle Silvestri's (1902) zitiere, die zugleich beweist, welch faszinierende Wirkung die Dzierzon'sche Theorie auf ihn ausgeübt hat, so dass er seiner auf der sicheren Basis der Beobachtung ruhenden Ansicht später untreu geworden ist: „Wir haben gesehen, dass die Eier der Termiten untereinander alle gleich sind, und dass aus ihnen, je nach dem Willen der Arbeiter infolge besonderer Nahrung sich geschlechtsreife Individuen oder Arbeiter oder Soldaten entwickeln können, dass also das Idioplasma eines jeden Eies imstande ist, auf die durch verschiedene Nahrung gegebenen Reize verschieden zu reagieren und gewisse körperliche Eigenschaften hervorzubringen, andere zu unterdrücken. Diese Tatsache steht nunmehr für alle sozialen Insekten fest und über diesen Punkt kann wohl Zweifel nicht mehr obwalten."

IV. Zytologische Bemerkungen.

Hinsichtlich der Frage, wie sich die Ergebnisse der Zytologie mit unserem Problem vereinbaren lassen, kann ich mich sehr kurz fassen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass aus unbefruchteten Eiern, also Eiern mit nur einem Chromosomensortiment nur Drohnen

entstehen. Diese Erscheinung ist bei Hymenopteren und wie es die Ergebnisse der künstlichen Parthenogenese wahrscheinlich machen, im Tierreiche überhaupt weit verbreitet. Zu ihrer Erklärung reichen unsere Kenntnisse noch nicht aus. Wohl aber ist sie durch die R. Hertwig'sche Kernplasmatheorie angebahnt. Zu einer Lösung trägt vielleicht die Untersuchung der Spermatogenese solcher Drohnen bei, die aus befruchteten Eiern, also durch Übertragung von Arbeiterlarven entstanden sind. Es drängen sich bei solchen Untersuchungen eine Reihe von Fragen auf: Auf welchem Entwickelungsstadium hat die sexuelle Indifferenz ihr Ende genommen? Welcher Art sind die sie begleitenden zytologischen Veränderungen? Findet bei der Spermatozytenteilung solcher „befruchteter" Drohnen eine Reduktionsteilung statt? Ist die beobachtete Abschnürung der Zytoplasmaknospe eine unterdrückte Reduktionsteilung oder nach Analogie des Eies eine unterdrückte Äquationsteilung? Ist die zweite Reifeteilung bei solchen Drohnen vielleicht eine Reduktionsteilung, während sie bei den parthenogenetisch entstandenen aus noch unbekannten Gründen zur Äquationsteilung wird? Sind vielleicht die Widersprüche zwischen Doncaster, Meves u. s. w. darauf zurückzuführen, dass genetisch verschiedene Objekte untersucht worden sind? Auch die Frage der Chromosomenkoppelung dürfte manche interessante Beleuchtung erfahren. Am wichtigsten aber scheint mir die Entscheidung der Frage: Sind wir überhaupt berechtigt, auf Grund der Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese Rückschlüsse auf die parthenogenetische Entstehung von Lebewesen zu machen?

Ich hoffe, im kommenden Jahre selbst Gelegenheit zu haben, mich diesen und einer Reihe weiterer Fragen, die ich, um eine unerquickliche Polemik zu vermeiden, nicht berührt habe, widmen zu können. Da aber so subtile Verhältnisse eine wiederholte Nachprüfung wünschenswert erscheinen lassen, regen meine Fragestellungen vielleicht einen oder den anderen Forscher an, sie zytologisch zu prüfen. Aus diesem Grunde bin ich auch sehr gerne bereit, das nötige Material zu vermitteln[8]).

Sehr interessant ist ferner das Studium der Spermatogenese von Buckeldrohnen. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass sie sich anders verhalten wie die ebenfalls aus unbefruchteten Eiern entstandenen Nachkommen begatteter Königinnen. Auch Autoren, die durchaus auf dem Boden der Dzierzon'schen Lehre stehen, haben darauf hingewiesen, dass die Eier erst unter dem Einflusse

8) Adresse: Augsburg, Realgymnasium. Bei dieser Gelegenheit darf ich die Bitte um Separata einschlägiger Arbeiten aussprechen. Die Literaturbeschaffung ist für mich umständlich. Insbesondere erhalte ich von den in den periodisch erscheinenden Zeitschriften niedergelegten Arbeiten vielfach sehr verspätet Kenntnis, d. h. wenn sie gebunden von der Bibliothek zu haben sind.

der Begattung voll ausreifen. Es besteht die, allerdings wenig beachtete Tatsache, dass unbegattete Königinnen viel weniger fruchtbar sind wie begattete, dass sie nach Absetzen einer verhältnismäßig geringen Zahl von Eiern ihre Tätigkeit beschließen. Die Angaben Petrunkewitsch's sowohl wie meine eigenen Beobachtungen, die beide der Nachprüfung bedürfen, deuten auf eine langsamere Entwickelung hin als sie die gleichfalls unbefruchteten „echten" Drohneneier aufweisen. Unter dem Einfluss der stattgehabten Kopula geht mit dem Legetier eine so starke Veränderung vor sich, dass es nach 24—36 Stunden kaum wieder zu erkennen ist. Möglicherweise ziehen diese Wachstumsveränderungen auch Änderungen der Keimdrüsen noch unbekannter Art nach sich, die sehr wohl in der Nachkommenschaft zum Ausdruck kommen können. Gerade für solche scheinbar unzugängliche Probleme bietet die Biene ein dankbares Objekt. Vom biologischen Standpunkte aus ist es sehr auffallend, dass die Zellen der Buckeldrohnen nie erweitert werden, während das bei zufällig in Arbeiterzellen entstehenden normalen Drohnen, wie ich wiederholt gezeigt habe, die Regel zu sein scheint. Mein Vater hat ja die Behauptung aufgestellt, und sie durch mancherlei Beobachtungen zu stützen versucht, dass die Arbeiterdrohnen befruchtungsunfähig sind. Diese Ansichten wurden ohne Prüfung verworfen, weil ihnen das odium pro studio aufgestellter Hypothesen anhaftet und weil aus ihnen der durchaus unzulässige Schluss gezogen worden ist, dass demnach die „echten" Drohnen aus befruchteten Eiern entstehen müssten. Das alles sind Fragen, die die Biologie allein nur schwerlich zu lösen vermag. Hierzu bedarf sie der Hilfe der Zytologie, die aber unbefangen an ihre Entscheidung herantreten muss.

Ich komme zum Schluss auf eine Arbeit zu sprechen, die nur in mittelbarem Zusammenhange mit meinem Thema steht. Wie allgemein bekannt sein dürfte, hat mein Vater die mikroskopischen Befunde umzudeuten versucht und die Vermutung ausgesprochen, dass unter dem Einflusse des männchenbestimmenden Sekretes die Spermastrahlung und die Entwickelung des männlichen Pronukleus gehindert würde. Er hat zur Begründung dieser Anschauungen eine Reihe von Hypothesen aufgestellt, denen mit jedem neuen Einwand neue folgten. Das ist recht bedauerlich, denn ich glaube gezeigt zu haben, dass gerade hierdurch der gute Kern seiner Sache vollkommen verdeckt worden ist. Nun besteht die Gefahr, dass eine Arbeit von Krüger im obigen Sinne ausgebeutet wird. Ich will dem vorbeugen, indem ich einerseits den möglichen Gedankengang skizziere und andererseits seine Unhaltbarkeit nachweise.

Krüger hat bei *Rhabditis aberrans* die bis jetzt einzig dastehende Beobachtung gemacht, dass ein Ei besamt wird und sich

dennoch parthenogenetisch entwickelt, indem das eingedrungene Sperma noch während der ersten Eireifungsvorgänge verschwindet. Dieses Verschwinden geht sehr schnell vor sich, und was das Auffallendste ist, es findet sich auf späteren Studien nicht die geringste Spur seiner Existenz mehr, etwa in Form von Chromatinüberresten oder auf Degeneration hinweisenden Spindeln, wie sie z. B. Nachtsheim bei den überzähligen Spermatozoen polysperm befruchteter Eier nachgewiesen hat. Ich sage ausdrücklich, nach Krüger ist dies der Fall. Ich selbst bezweifle die Richtigkeit dieser Angabe. Bei einer auch nur oberflächlichen Betrachtung ihrer Abbildungen fällt sofort die Figur 35 auf. Dieses Bild ist auch Krüger aufgefallen und sie hat es sicher mehrfach gesehen, denn sonst hätte sie es wohl kaum gezeichnet. Vergeblich aber sucht man im Text nach einer Erläuterung. Diese Figur stellt aber gerade das dem Spermaverschwinden folgende Stadium dar. Die konzentrische Anordnung des Plasmas in einen äußeren schwächer tingirbaren und einen inneren, stark färbbaren Teil, ferner aber die auffallende Größe des Kerns und sein, wie es scheint — nach der einen Abbildung lässt sich das nicht entscheiden — eigenartiges Verhalten des Chromatins, das sehr an gewisse Stadien der Eireifung von Aphiden erinnert, geben zu Denken Anlass. Ob und inwieweit das spurlos verschwundene Sperma am Zustandekommen dieses Bildes beteiligt ist, lässt sich nur durch eingehendes Studium von Originalpräparaten entscheiden.

Krüger spricht zunächst die Vermutung aus, dass das Sperma bei *Rhabditis* nur mehr entwickelungsanregende, nicht mehr befruchtende Kraft besitzt. Ich will dagegen nicht polemisieren, aber darauf hinweisen, dass dann um so auffallender die Mitteilung ist, dass sich einzelne Eier auch ohne vorhergegangene Besamung entwickeln. „Dass aber den Spermien von *Rhabditis aberrans* auch diese katalytische Wirkung nicht zugeschrieben werden kann, geht aus einer wichtigen, bisher noch nicht erwähnten Beobachtung hervor: Ich habe nämlich festgestellt, dass auch Eier sich normal entwickeln können, in die kein Spermium eingedrungen ist.“ Das ist alles, was uns Krüger über eine Beobachtung mitteilt, die für die Theorie der Parthenogenese von ungeahnter Tragweite sein kann. Wir sind, mit anderen Worten, auf blinden Glauben angewiesen, denn für die Behauptung, dass auch unbesamte Eier sich entwickeln, müsste doch gerade unter den eigenartigen Verhältnissen ihres Objektes ein ausführlicher Beweis erbracht werden. Es wäre doch durchaus nicht undenkbar, ja sogar wahrscheinlich, dass die Eier wohl besamt worden sind, aber das Sperma zu frühzeitig und zu rasch verschwunden ist als dass es hätte beobachtet werden können. Nur eine eingehende Darstellung kann diesem Einwand die Spitze brechen.

Solange das nicht geschehen ist, wäre es möglich, zu sagen, *Rhabditis aberrans* bietet ein Beispiel dafür, wie wir uns den Mangel des Spermas im Drohnenei vorzustellen haben. Der Unterschied ist der, dass wir bei *Rhabditis* den Vorgang beobachten können und die Ursache nicht kennen, während wir beim Drohnenei die Ursache kennen und den Vorgang nicht zu beobachten vermögen.

Diese Deduktionen wären aber ein Scheinbeweis. Alle Erörterungen dieser Art werden hinfällig durch die Mitteilung, dass in einem Falle das Sperma der *aberrans* auch befruchtete, d. h. sich in einen männlichen Pronukleus umbildete und mit dem weiblichen Pronukleus, der in diesem Falle durch Abschnüren von zwei Richtungskörpern entstanden ist (anstatt wie gewöhnlich von einem) verschmilzt.

Literaturverzeichnis.

Adam, A. 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXXV.

Alfonsus, A. 1905. Allgemeines Lehrbuch der Bienenzucht, Wien.

Armbruster, L. 1913. Über die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehungen zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., Bd. XX.

— 1913. Die Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. f. Zellf., Bd. XI, Heft 2.

Bachmetjew, P. 1903. Ein Versuch, die Frage über die Parthenogenese der Drohnen mittels der statistisch-analytischen Methode zu lösen. Allg. Zeitschr. Entom., Bd. VIII.

— 1910. Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XCIV.

v. Baehr, W. B. 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese bei *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellf., Bd. III.

Beard, J. 1902. The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XVI.

v. Berlepsch, A. 1873. Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben. Mannheim.

— 1852ff. Zahlreiche Aufsätze in: Eichstädter Bienenzeitung, Bd. VIII ff.

Bessels, E. 1868. Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XVIII.

— 1868. Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXIV.

Bethe, A. 1903. Bemerkungen zu Dickel's Auffassung der Geschlechtsbestimmung im Bienenstaate. Münchener Bienenzeitung, Bd. XXV.

Blochmann, F. 1889. Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb., Bd. XV.

Boiteau, P. 1885. Études sur la reproduction du *Phylloxera*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, Vol. 100.

Boveri, Th. 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. XXXV.

— 1908. Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg, 1908/09.

Bresslau, E. 1905. Der Samenblasengang der Bienenkönigin (Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Biene I). Zool. Anz., Bd. XXIX.

— 1908a. Die Dickel'schen Bienenexperimente (Studien u. s. w. II). Zool. Anz., Bd. XXXII.

— 1908b. Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene in Dickel's, v. Buttel's und meinen Bienenexperimenten. Zool. Anz., Bd. XXXIII.

Buchner, P. 1910. Zur Bedeutung der Heterochromosomen. Arch. f. Zellf., Bd. V.

Bugnion, Ed. 1891. Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis*. Recueil zool. Suisse. Tome V.

v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig.

v. Buttel-Reepen, H. 1904. Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.); ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. Verh. Deutsch. zool. Ges.

— 1908. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. XXXIII.

— 1902. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponinen etc.). Leipzig.

Cameron, P. 1890. On Parthenogenesis in the *Hymenoptera*. Proc. and Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow. N. Ser., Vol. II, Part. II.

Castle, W. E. 1903. The heredity of sex. Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XI, Nr. 4.

— 1904. Sex determination in Bees and Ants. Science N. S., Vol. XIII.

Crawley, W. C. 1911. Parthenogenesis in worker Ants, with special reference to two colonies of *Lasius niger*. Trans. Entom. Soc. London.

Cook. 1879. Parthenogenesis in the Honney Bee. Amer. Natural., Vol. XIII.

Cuénot, L. 1899. Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. France Belgique, Bd. XXXII.

— 1909. Les mâles d'abeilles proveniennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. Sc. France Belgique, Bd. XLIII sér. 7, Vol. 1.

Davis, J. J. 1909. Biological studies on three species of *Aphididae*. U. S. dep. agr. bur. entom. Tech. ser. Nr. 12.

Dickel, F. 1898. Das Prinzip der Geschlechtsbildung bei Tieren geschlechtlicher Fortpflanzung, entwickelt auf der Grundlage meiner Bienenforschungen. Nördlingen.

— 1901. Meine Ansichten über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Tatsachen entscheiden, nicht Ansichten. Anat. Anz., Bd. XXV.

— 1902. Über Petrunkewitsch's Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Zool. Anz., Bd. XXV.

— 1902. Über die Entwickelungsweise der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. XXV.

— 1903. Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Arch. ges. Phys., Bd. XCV.

— 1908. Zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene in E. Bresslau's Bienenexperimenten. Zool. Anz., Bd. XXXIII.

— 1909. Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Fortsetzung der Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. XXIV.

— 1910. Über das Geschlecht der Bienenlarven. Zool. Anz., Bd. XXXVI.

Dickel, O. 1904. Entwickelungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXVII.

Doncaster, L. 1906. Spermatogenesis of the Hive Bee (*Apis mellifica*). Anat. Anz., Bd. XXIX.

Doncaster, L. 1907a. Gametogenesis and fertilisation in *Nematus ribesii*. Quart. Journ. mic. Sc., Vol. LI.
— 1907b. Spermatogenesis of the Honney Bee (*Apis mellifica*). Correction. Anat. Anz., Bd. XXXI.
— 1909. Gametogenesis of the Sawfly *Nematus ribesii*: A correction. Nature Vol. LXXXII.
— 1909. Ibid. Science Vol. XXXI.
— 1910—11. Gametogenesis of the Gallfly, *Neuroterus lenticularis* (*Spathegaster baccarum*). Proc. Roy. Soc. B., Vol. LXXXII and LXXXIII.
Drory, E. 1872. Einige Beobachtungen an *Melipona scutellaris*. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXVIII.
— 1872. Quelques observations sur la Mélipone Scutellaire (*Melipona scutellaris* Latr.). Bordeaux.
— 1873. Über Meliponen, Brief an Prof. Dr. C. von Siebold. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXIX.
— 1874. Welchen wissenschaftlichen und praktischen Wert besitzen die Meliponen in Europa? Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXX.
Dzierzon, J. 1845ff. Zahlreiche Aufsätze in Eichstädter Bienenzeitung, Bd. I u. f.
Emery, C. 1896. Le polymorphisme de Fourmis et la castration alimentaire. Congrès Internat. Zool., 3. Sess.
— 1910. Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api e in altri Imenotteri. Rend. Sess. R. Acad. Sc. Bologna, N. S., Vol. XIV.
Fabre, J. H. 1890. Souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les mœurs des Insectes. Paris.
Fielde, Adele. 1902. A study of an Ant. Proc. Acad. N. Sc., Philadelphia, Vol. LIII.
— 1905. Observations on the progeny of virgin Ants. Biol. Bull., Vol. IX.
Friese, H. 1889. Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb., Syst., Bd. III.
— 1891a. Osmien-Studien. Biol. Entom. Nachr., Bd. XVII.
— 1891b. Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (*Apidae*). Zool. Jahrb., Syst., Bd. V.
— 1895—1901. Die Bienen Europas (*Apidae Europeae*) nach ihren Gattungen, Arten und Varietäten auf vergleichend morphologisch-biologischer Grundlage. Innsbruck und Berlin.
Giglio-Tos, E. 1905. Della parthenogenesi e della spermatogenesi nell' ape. Anat. Anz., Bd. XXVI.
Girard, M. 1878. Sur les pontes des abeilles. Compt. rend. Acad. Sc., Bd. LXXXVII.
Godlewsky, E. 1913. Physiologie der Zeugung. In: Winterstein, H. Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. III, Jena.
Goldschmidt, R. 1910. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. 1. Akzessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf., Bd. VI.
— 1911. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig.
— 1913 (Correns-Goldschmidt). Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin.
Granata, L. 1909. Le divisioni degli spermatociti di *Xylocopa violacea* L. Biol. Torino, Bd. II.
— 1913. Ancora sulle divisioni degli spermatociti di „*Xylocopa violacea*" L. Monitore Zool. Ital., Bd. XXIV.
Häcker, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. Fortschr. Zool., Bd. I.
— 1912. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.

Henking, H. 1892. Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIV.

Hertwig, R. 1905. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

— 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems, nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. XXXII.

Holliday, Margaret. 1904. A study of some ergatogynic ants. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XIX.

Höppner, H. 1904. Zur Biologie der *Rubus*-Bewohner. Allg. Zeitschr. Entom., Bd. VIII.

Huber, F. 1814. Nouvelles observations sur les abeilles. Übers. von G. Kleine 1867. Einbeck.

Hunter, S. J. 1910. On the transition from Parthenogenesis to Gametogenesis in *Aphids* and *Braconids*. Science 2, Bd. XXXI.

Janet, Ch. 1909. Sur la parthénogénèse arrhénotoque de la fourmi ouvrière. Mem. Soc. Acad. Oise.

v. Ihering, H. 1903. Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. Zool. Jahrb., Syst., Bd. XIX.

Issakówitsch, A. 1907. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. micr. Anat., Bd. LXIX.

— 1908. Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismann's. Biol. Centralbl., Bd. XXVIII.

de Kehervé. 1892. De l'apparition provoquée des éphippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. Soc. Zool. France, Bd. V.

Keller, C. 1887. Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*. Zool. Anz., Bd. X.

King, Helen. 1910. Temperature as a factor in the determination of sex in Amphibians. Biol. Bull., Bd. XVIII, Nr. 3.

— 1911. Studies on sex-determination in Amphibians. Biol. Bull., Bd. XX, Nr. 4.

Kleine, G. 1867. Über das Gesetz der Entwickelung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. wiss. Zool, Bd. XVII.

Krüger, E. 1912. Die phylogenetische Keimzellenentwickelung einer freilebenden *Rhabditis*. Zool. Anz., Bd. XL.

— 1913. Fortpflanzung und Keimzellenbildung von *Rhabditis aberrans* nov. sp. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. CV.

Küchenmeister, F. 1857. Warum legt eine Bienenkönigin ein unbefruchtetes Ei in eine Drohnenzelle? Warum ein befruchtetes in eine Arbeiterzelle und primäre Weiselzelle (Schwarmweiselzelle)? Bedarf es hierzu seitens der Köngin einer besonderen Intelligenz, eines besonderen Wissens oder Instinktes? In: J. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. III.

Kurz, W. 1874. Über androgyne Missbildungen bei Cladoceren. S. B. Akad. Wiss. Wien; math.-naturw. Kl., Bd. XXXVIII.

Kyber, J. F. 1815. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Mag. Entom.

Lams, H. 1908. Les divisions des spermatocystes chez la fourmi (*Camponotus herculeanus*). Arch. f. Zellf., Bd. I.

Landois, H. 1867. Über das Gesetz der Vererbung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XVII.

Langer. 1912. Honigeiweiß, Futtersaft und Bienen. Vortrag, gehalten auf der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte. Die Biene 1912.

Lauterborn. 1898. Über die zyklische Fortpflanzungsweise limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl., Bd. XVIII.

v. Lenhossék. 1903. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.

Lenssen. 1898. Contribution à l'étude du developpement et de la maturation des œufs chez *Hydatina senta*. Cellule, Bd. IV.
Leuckart, R. 1855. Bericht über die Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Königin. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XI.
— 1857. Sur l'arrhenotokie et la parthénogénèse des abeilles et des autres Hyménoptères, qui vivent en société. Bull. Acad. Sc. Belgique, 2. sér., Bd. III.
— 1858a. Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt.
— 1858b. Kap. II und IV in von Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht. Mannheim.
— 1860. Bericht über die Zergliederung von zwei vom Begattungsausfluge heimgekehrten Bienenköniginnen (Dr. Dönhoff). Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XVI.
— 1866. Über Bienenzwitter. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXII.
— 1868. Ein neuer Zwitterbienenstock. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXIV.
Leydig, F. 1859. Zur Anatomie der Insekten II. Arch. Anat. Physiol.
— 1867. Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nov. Act. Ak. Leop. Carol, Bd. XXV.
Lowe, J. 1867. Observations on Dzierzon's theory of reproduktion in the Honney Bee. Trans. Entom. Soc. London, Vol. V.
Marchal, P. 1904. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. Zool. exp. gén., 4. sér., Bd. II.
Mark, E. L. and Copeland, M. 1906. Some stages in the spermatogenesis of the Honney Bee. Proc. Amer. Acad. Arts. Sc., Bd. XLII.
— 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* L. Proc. Amer. Akad. Arts. Sc., Bd. XLIII.
Maupas, M. 1891. Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta* Ehr. Compt. rend. Acad. sc. Paris, Bd. CXI.
Meves, Fr. und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. mikr. Anat. Entwickelungsgesch., Bd. LXXI.
Meves, F. 1904. Über „Richtungskörperbildung" im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz., Bd. XXIV.
— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. mikr. Anat. Entwickelungsgesch., Bd. LXXI.
Montgomery, Th. H. 1910. Are particular chromosomes sex determinants? Biol. Bull., Bd. XIX.
— 1911. The cellular basis of determination of sex. Intern. clinics, Bd. I.
Mordwilko, A. 1907. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae Passerini*. Biol. Centralbl., Bd. XXVII.
Morgan, Th. H. 1912. The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of *Phylloxerans*. Journ. Exp. Zool., Bd. XII.
— 1909. A biological and cytological study of sex determination in *Phylloxerans* and *Aphids*. Exper. Zool., Bd. VII.
Nachtsheim, H. 1912. Parthenogenese, Eireifung und Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München.
— 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellf., Bd. XI.
Nussbaum, M. 1897. Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Verh. nat. Ver. Bonn, Bd. XLIX.
Papanicolau, G. 1910a. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Centralbl., Bd. XXX.
— 1910b. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centralbl., Bd. XXX.

Papanicolau, G. 1911. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centralbl, Bd. XXXI.

Paulcke, W. 1899. Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (*Apis mellifica* ♂). Anat. Anz., Bd. XVI.

— 1900. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XIV.

Perez, J. 1878a. Observations sur la parthénogénèse de l'abeille reine, infirmant la théorie de Dzierzon. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Bd. XXXII.

— 1876b. Mémoire sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. Ann. Sc. nat. 6. sér. Zool., Bd. VII.

— 1879. Réflexion sur les observations de M. Matter de Payerne (Suisse) à propos de la théorie de Dzierzon. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Bd. XXXIII.

Petrunkewitsch, A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XIV.

— 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XVII.

Pflüger, E. 1882. Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. ges. Phys., Bd. XXIX.

— 1903. Über die jungfräuliche Zeugung der Bienen. Arch. ges. Phys., Bd. XCIX.

La Planta. 1888/89. Der Futterbrei der Bienen. Zeitschr. physiol. Chemie, Bd. XII und XIII.

Popovici-Baznosanu, A. 1909. Étude biologique comparée sur quelques espèces d'*Osmia*. Arch. Zool. Expér., Bd. II.

— 1910. Rélation entre la taille de l'adulte et la quantité de nourriture absorbée par les larves chez l'*Osmia rufa* et *Osmia cornuta*. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Bd. LXVIII.

Punnett, R. C. 1906. Sex-determination in *Hydatina*, with some remarks on parthenogenesis. Proc. Roy. Soc. London, Bd. LXXVIII.

v. Rath, O. 1894. Über abnorme Zustände im Bienenstock. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., Bd. VIII.

Reichenbach, H. 1902. Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Centralbl., Bd. XXII.

Sanson, A. 1868. Sur les conditions déterminantes des sexes chez les abeilles. Compt. rend. Acad. Sc., Bd. LXVI.

— 1878. Note sur la parthénogénèse chez les abeilles. Ann. Sc. nat. 6. sér. Zool., Bd. VII.

Sanson, A. et Bastian, F. 1868. Expériences sur la transposition des œufs d'abeille, au point de vu des conditions déterminantes des sexes. Compt. rend. Acad. Sc., Bd. LXVII.

Schiemenz. 1883. Über Speicheldrüsen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXVIII.

Schleip, W. 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XXVI.

— 1909. Die Reifung des Eis von *Rhodites rosae* L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz., Bd. XXXV.

— 1912. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg Fortschr. Zool., Bd. III.

Schmankewitsch, W. J. 1875. Über das Verhältnis der *Artemia salina* Miln. Edw. zur *Artemia Milhausenii* Miln. Edw. und dem Genus *Branchipus* Schaeff. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXV, Suppl.

Schultze, O. 1904. Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. mikr. Anat. Entwickelungsgesch., Bd. LXIII.

Shearer, Cresswell. 1911. The problem of Sex determination in *Dinophilus gyrociliatus*. Journ. marine. biol. ass. IX.

Shull, A. F. 1910a. Artificial production of the parthenogenetic and sexual phases of the life cycle of *Hydatina senta*. Amer. Natural., Bd. XLIV.

— 1910b. Studies in the life cycle of *Hydatina senta*. I. Artificial control of the transition from the parthenogenetic to the sexual method of reproduction. Journ. exper. Zool., Bd. X.

— 1911. Studies ect. II. The role of temperature of the chemical composition of the medium and of internal factors upon the ratio of parthenogenetic to sexual forms. Journ. exper. Zool., Bd. X.

v. Siebold, C. Th. E. 1854. Zergliederung einer vom Begattungsausflug heimgekehrten Bienenkönigin. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. X.

— 1856. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig.

— 1863. Sendschreiben an die Wanderversammlung der deutschen Bienenwirthe in Karlsruhe. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XIX.

— 1865. Ersatz der abgestorbenen Zwittermutter des Engster'schen Zwitterstockes in Constanz. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXI.

— 1866. Ein Wort über die aegyptischen wahren Drohnenmütter. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXII.

— 1867. Zusatz zu Landois' Mitteilung „Über das Gesetz der Entwickelung der Geschlechter bei Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XVII.

— 1870. Über die Parthenogenesis bei *Pollistes gallica*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XX.

— 1871. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig.

Silvestri, F. 1902. Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Übersetzt und veröffentlicht von P. Speiser. Allg. Zeitschr. Entom., Bd. VII ff.

— 1906 und 1908. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parasiti. Boll. Scuola sup. Agric. Portici, Bd. I e III.

Slingerland, M. V. 1893. Some observations of plante-lice. Science N. S., Bd. XXI.

Tanner, O. 1892. *Oecodoma cephalotes*. Second paper. Trinidad Field Natural-Club, Bd. I.

Tannreuther, G. W. 1907. History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXIV.

Taschenberg, O. 1892. Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. Naturf. Ges. Halle, Bd. XVII.

Tomaschek. 1879. Ein Schwarm der amerikanischen Bienenart *Trigona lineata* (?) lebend in Europa. Zool. Anz, Bd. II.

— 1880. Dasselbe, Bd. III.

Verhoeff, C. 1892a. Einige Worte zu H. Friese's Osmienstudien und über einen Bau (*Osmia tridentata*). Entom. Nachr., Bd. XVIII.

— 1892b. Beiträge zur Biologie der *Hymenoptera*. Zool. Jahrb., Syst., Bd. VI.

— 1892c. Neue und wenig bekannte Gesetze aus der Hymenopteren-Biologie. Zool. Anz., Bd. XV.

Vogel und Gerstäcker. 1866. Die aegyptische Biene. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. XXII.

Wasmann, E. 1891a. Parthenogenese bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. Biol. Centralbl., Bd. XI.

— 1891b. Über die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen. Stettin. Entom. Zeit., Bd. LI.

— 1895. Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. Biol. Centralbl., Bd. XV.

Weismann, A. 1876—1878. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIV, XXVIII, XXX, Suppl. und XXXIII.
— 1900. Über die Parthenogenese des Bienen. Anat. Anz., Bd. XVIII.
— 1901. Bemerkungen zu dem Aufsatz des Herrn F. Dickel „Meine Ansichten über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern". Anat. Anz., Bd. XIX.
Wheeler, W. M. 1903. The origin of female and worker Ants from the egg of parthenogenetic workers. Science N. S., Bd. XVIII.
— 1904. Dr. Castle and the Dzierzon theory. Science N. S., Bd. XIX.
Whitney, D. D. 1909. Observations on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of *Hydatina senta*. Journ. Exper. Zool., Bd. VI.
— 1910. The influence of external conditions upon the life cycle of *Hydatina senta*. Science N. S., Bd. XXXII.
Woltereck, R. 1909. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
— 1911. Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internat. Rev. Hydrobiol., Bd. IV.

Kerner v. Marilaun. Pflanzenleben.

3. Auflage, neubearbeitet von A. Hansen. 2. Band. Gr. 8. XII u. 543 S. 250 Abbild. im Text, 34 Tafeln. Leipzig und Wien 1913. Bibliograph. Institut.

Dieser 2. Band umfasst die Morphologie und Physiologie der Pflanzen und zerfällt in zwei Hauptabschnitte: Aufbau und Gliederung der Pflanzengestalt und die Fortpflanzung und ihre Organe. Die Umarbeitung des alten Kerner'schen Werkes musste hier noch eingreifender sein als im ersten Bande, doch wurde dabei das Wertvolle erhalten und auch die Abbildungen Kerner's wurden fast alle beibehalten und durch neue vermehrt.

Im ersten Abschnitt werden nach einer Besprechung des Protoplasmas die einzelligen Pflanzen abgehandelt, sodann die einzelnen Organe der höheren Pflanzen, die Wurzeln, Stammgebilde, Blattgebilde, Metamorphosen des Sprosses (Ranken, Blüten u. dgl.), endlich die Missbildungen und Gallen. Im zweiten Abschnitt wird die Fortpflanzung besprochen, bei den Kryptogamen und Phanerogamen, die Bestäubungseinrichtungen, die Kreuz- und Selbstbefruchtung, die Fruchtbildung, die Schutzvorrichtungen für Samen und Früchte, die Parthenogenesis, die Fortpflanzung durch Ableger. Die Darstellung ist lebendig und anregend, durch die vielen, vortrefflichen Abbildungen bestens unterstützt.

Hoffentlich erhalten wir bald den Schlussband, welcher die Deszendenzlehre und die Pflanzengeographie bringen soll und, wie der Herausgeber sagt, einer gänzlichen Neubearbeitung bedarf. P.

Henri Poincaré, Letzte Gedanken.

Übersetzt von Karl Lichtenberger. Mit einem Geleitwort von Wilhelm Ostwald. 8. VII und 20 Seiten. Leipzig. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Nur mit Wehmut vermag man dieses Werk zu genießen, denn der große Mathematiker und Philosoph ist, allzufrüh für die Welt, gestorben und hat es als letztes der Nachwelt hinterlassen. Wir

alle erhofften von dem berühmten Verfasser noch manche Aufklärung nicht bloß aus dem Gebiete der reinen Mathematik, sondern auch Werke, welche wie sein Buch „Wissenschaft und Hypothese“ sich an alle die wandten, die aus den Fortschritten der Spezialwissenschaften Folgerungen für die allgemeine Naturerkenntnis kennen zu lernen gewillt waren. Nun empfangen wir in dem Bande eine Anzahl von Abhandlungen und Vorträgen, welche den vierten Band seiner Abhandlungen über Naturphilosophie zu bilden bestimmt waren und jetzt in doppeltem Sinne als „letzte Gedanken“ vorliegen, in einer vortrefflichen Übersetzung, welche diese letzten Gedanken auch uns Deutschen bequem zugänglich machen.

Es sind neun Abhandlungen in dem Buche vereinigt. In der ersten: „Sind die Naturgesetze veränderlich?“ kommt er zu dem Schluss, dass man die Frage nicht beantworten könne. Für die Vergangenheit kann man sie durch die Erfahrung nicht prüfen. Die Art, wie die Geologen z. B. Schlüsse auf die Vergangenheit ziehen, setzt die Unveränderlichkeit der Gesetze schon voraus. Die Welt, deren Gesetze wir feststellen, ist das mehr oder weniger umgeformte Bild, das sich die Forscher von ihr gebildet haben. So lange dieses Bild noch hinreichend mit der Erfahrung übereinstimmt, so lange können wir von der Gültigkeit der Gesetze sprechen.

Die folgenden Abschnitte: Raum und Zeit; warum der Raum dreidimensional ist; die Logik des Unendlichen; die Mathematik und die Logik; die Quantenhypothese; Materie und Weltäther; Moral und Wissenschaft; die Sittlichkeit als Gemeingut, behandeln ebenso wie der erste Probleme der neuesten Wissenschaft in scharfer, grundlegender Weise. Eine Analyse im einzelnen ist zu schwer, um sie in befriedigender Weise mit der hier gebotenen Kürze zu geben. Wir wollen versuchen, den wesentlichen Inhalt wenigstens anzudeuten. Im zweiten Abschnitt wird festgestellt, dass die Begriffe Raum und Zeit nur relativen Wert haben. Wenn alle Dimensionen, auch die unserer Messinstrumente, in gleichem Verhältnis sich änderten, könnten wir die Änderung nicht wahrnehmen. Die „absolute“ Entfernung zweier Punkte voneinander kennen wir nicht, nur das Verhältnis zweier Entfernungen zueinander können wir bestimmen. Ob ein System rotiert, können wir nicht sagen, wenn wir das System isoliert im Raum betrachten, wie es für das gesamte Universum der Fall ist. Deshalb ist die heliozentrische (Kopernikanische) Auffassung unseres Planetensystems gegenüber der geozentrischen (Ptolomäischen) nicht als die „richtigere“ anzusehen, sondern nur die klarere, einfachere Darstellung unserer Beobachtungen, welche unserer wissenschaftlichen Ökonomie am besten entspricht. Ebenso ist die Zeit nur relativ, da sie von der Beschaffenheit unserer Uhren bedingt ist.

Im dritten Abschnitt zeigt P., wie wir durch unsere Sinne (Tast- und Gesichtssinn) zur Vorstellung des dreidimensionalen Raums gelangt sind. Wir legen ihm drei Dimensionen bei, weil wir einer Fläche, d. h. eines zweidimensionalen Gebildes bedürfen, um ihn in zwei getrennte Gebilde zu zerlegen. Ein mehr als drei-

dimensionales Gebilde ist für den mathematisch Geschulten wohl der Anschauung zugänglich.

Wir übergehen den vierten und fünften Abschnitt, sowie die geistvollen Bemerkungen im sechsten, der Quantenhypothese,, die sich mit den Planck'schen Annahmen beschäftigen, nach denen die Energiezustände sich nur sprungweise, in bestimmten Quanten, nicht stetig ändern. Auch auf die folgenden zwei Abschnitte kann hier nicht näher eingegangen werden. Ein genaueres Studium auch dieser Abschnitte sei warm empfohlen, nicht eine flüchtige Lektüre, denn der Inhalt ist nicht leicht zu erfassen. Was man aber aus ihm hauptsächlich lernen kann, ist die strenge Selbstkritik, die zur Bescheidenheit in der Auffassung der Probleme nötigt und überall zur Bewunderung der Gewissenhaftigkeit des Verfassers zwingt, der selbst an die scheinbar einfachsten Probleme den strengen Maßstab logischer Kritik legt. **J. R.**

Biologen-Kalender.

Herausgegeben von B. Schmid und C. Thesing. 1. Jahrgang. 8. IX u. 513 S. Mit einem Bildnis von Aug. Weismann. Leipzig und Berlin 1914. B. G. Teubner.

Dem Beispiel anderer Fachkalender folgend wollen die Herausgeber auch dem Bedürfnis der Biologen nach einem solchen Rechnung tragen. Der erste Jahrgang wird eingeleitet durch eine Biographie Weismann's und bringt nach einem Kalendarium verschiedene Aufsätze: Phänologisches von Ihne, Bewegungen in der Vogelwelt von Gengler, der Vogelberingungsversuch auf der Vogelwarte Rossitten von Thiemann, das Problem der pflanzlichen Symbiosen von Vouk, die biologischen Schülerübungen von B. Schmid, Fortschritte auf dem Gebiete der botanischen Physiologie und Vererbungslehre von J. Buder, Probleme der modernen Zoologie von Hempelmann, aus der zoologischen Mikrotechnik von Poll. Sodann folgt ein sehr ausführliches Adressenverzeichnis zahlreicher Biologen, eine Totenschau, Verzeichnisse der staatlichen Stellen für Naturdenkmalpflege in Preußen, ein Literaturbericht, ein Verzeichnis der Zeitschriften, der zoologischen und der botanischen Institute der Hochschulen, der biologischen Stationen und Laboratorien, der zoologischen Stationen und zoologischen Gärten, endlich der Bezugsquellen. Alle diese Nachweise sind mit Sorgfalt gesammelt; ihre Vervollständigung ist von den folgenden Jahrgängen zu erwarten. **P.**

Berichtigungen zu Art. Dickel in Nr. 11.

S. 725 Z. 14 v. u. muss hinter (1901) im befruchteten Ei eingeschoben werden.
„ 726 „ 6 v. u. muss lauten: bekannt geworden war etc.
„ 728 „ 14 v. o. muss es statt ausgeführt festgestellt heißen.
„ 743 „ 21 v. u. muss es statt ein Begattungsflug am Begattungsflug heißen.
„ 744 „ 1 hat an Stelle des Wortes zurückkehren zurückkehrten zu stehen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

A.

Abderhalden 346. 427. 440. 468.
Abel 458.
Adam 693. 773.
Adlerz 75.
Alder 264.
Alfken 694.
Allmann 253.
André 59. 75.
Angst 364.
Apáthy 521.
Armbruster 685 ff. 729. 777.
Arrhenius 427.
Atella 458 ff.
Audiget 466.
Autelin 3.

B.

Bachmann 330.
Bader 634.
Baehr, v. 755.
Bail 428.
Bancroft 641. 647 ff. 657.
Bannwarth 535.
Bardur 46.
Barfurth 47.
Barrois 223.
Bastian 736.
Baunacke 371 ff. 497 ff.
Beard 770.
Bechterew, v. 282.
Bedot 249.
Behring 427.
Beijerinck 619.
Bell 48.
Benecke 277.
Beneden, van 15. 199. 221.
Berezowski 708.
Berlepsch, v. 724. 749. 769.
Berliner 349.
Berteaux 19. 211. 223.
Bertkau 176.
Bessels 736. 756.
Biataszewicz 707.
Bingham 441.
Bleeker 524.
Boas 748.
Bönner 59.
Börner 1 ff. 12. 122. 221.
Bokorny 583.
Bolle 310. 316. 318. 358.
Bolochonzeff 330.
Bondroit 63.
Bonnier 462.
Bordet 427.
Boulenger 531. 539. 541.
Bourne 201. 249.
Boveri 750.
Brake 365. 367.
Brauer 11. 171. 746.
Bredig 299. 634.
Brehm 157.
Bresslau 719. 725. 735. 764. 769.
Brichon 3.
Brockmeier 25.
Bronn 137. 253.
Bruce 15.
Brunelli 458 ff.
Buchner 427. 754.
Buddenbrock, v. 518. 520.
Buder 802.
Budgett 550.
Bücher 481.
Bütschli 253.
Bunge, v. 762.
Busch 349.
Buschkiel 489.
Buss 735.
Buttel-Reepen, v. 595. 599. 607. 609. 644 ff. 698. 724. 771.

C.

Calkins 485. 495. 557. 561. 577. 579.
Calmbach 311.
Cameron 720.
Candolle, de 642.
Carazzi 463.
Carpenter 178.
Calman 223.
Castle 770.
Chapeaurouge 368.
Chaperon 300.
Chauvin, Marie v. 47.
Child 57.
Chodat 618.
Chun 193. 249. 458.
Claparède 253.
Claus 221.
Cleve 329.
Collet 461.
Comstock 787.
Conklin 708.
Copeland 719.
Cornelius 74.
Correns 291.
Crawley 789.
Cuénot 720. 741. 754.
Cuvier 524.
Czapek 80. 301.

D.

Dahl 173.
Dalla-Torres, v. 674.
Dareste 539.
Darwin, Charles 669.

Darwin, Erasmus 217.
Davenport 707.
Dayère 548.
Deibel 497.
Delage 249.
Dewitz 55.
Dexler 611.
Dickel 719 ff. 749 ff.
Dietze 273.
Ditmar 730.
Dönhoff 763.
Doflein 252.
Doncaster 719.
Drandt 274.
Drewsen 73.
Driesch 57. 294. 439.
Drory 784.
Dürst 386.
Dzierzon 692. 720. 750. 769. 776.

E.

Edwards 708.
Ehrenbaum 459.
Ehrlich 427.
Emery 60.
Engelmann 645.
Engler 746.
Erdmann 484 ff. 557. 559. 563. 564. 566. 567. 569. 570. 577. 578. 708.
Erman 529.
Escherich 324. 364. 554.
Ewald 660. 662.

F.

Fabre 757. 777.
Faggioli 547
Famintzin 329. 332.
Fielde 788.
Fischer 302. 308 ff. 357 ff.
Fischer, Emil 347.
Fleischmann 763.
Forbes 584.
Förster 62.
Forel 63.
Former 575.
Fowler 249.
Francé 330.
Franz 461. 607.
Frédéricq 547.
Frey-Gessner 675.
Freytag 457.
Friese 686. 777.
Frisch, v. 450.
Fröhlich 457.
Früchtel 331.
Fruhwirth 555.
Fuchs, H. M. 429 ff.

G.

Gadd 197.
Gaugh 122.
Gay Lussac 300.
Gaymard 542.
Gengler 802.
Gerlach 735.
Gerstäcker 137. 675.
Geyer 92.
Giard 458.
Giesbrecht 332.
Glock 385 ff.
Godlewski 770.
Goebel 276. 628.
Goette 150.
Gohlke 218.
Gold 316.
Goldschmidt 365. 720. 741. 754.
Gourret 459.
Gouy 300.
Grafe 553.
Graff, v. 259.
Granata 782.
Grassi 179.
Gredler 72.
Greef 256.
Gregory 485.
Grosvenor 264.
Gruber, K. 415.
Grunow 332.
Günther 527. 531. 532. 534. 539. 735.
Guitel 466.
Gurwitsch 546. 549.

H.

Haase 179.
Haberlandt 478.
Hadzi 250.
Haeckel 608.
Häcker 754.
Haempel 450 ff.
Haenel 609.
Hagens, v. 74.
Haldane 297.
Haller 21. 206.
Hancock 264.
Handlirsch 223.
Hansen 156. 179. 628.
Harter 425.
Hartmann 462.
Heck 731.
Heider 10. 122. 197. 221. 748.
Heikertinger 81 ff.
Heim, Alb. 368.
Hempelmann 607. 802.
Henderson 434 ff.
Hensel 737.
Henrick, van 332.
Hentschel 600.
Hermann 46.
Herrich-Schäfer 61.
Herrick 463.
Hertwig, R. 488. 490. 493. 494. 557 ff. 720. 745. 750. 752.
Herwerden, van 213.
Hess, v. 450. 457.
Heymons 13. 173. 221.
Hilzheimer 595.
Hinkelmann 533.
Hinneberg 276.
Hirschler 707 ff.
Höcker 753.
Hoffer 686.
Hoffmann 323.
Hollard 524. 536.
Holmgren Nils 77.
Howes 223.
Huber 743. 764. 774.
Hunter 755.
Huxley 221.

I.

Ihering, v. 698.
Ihne 802.
Inada 395.
Isakowitsch 755.
Ivanič 35. 147. 171.
Iwanzoff 249.

J.

Jakobsthal 735.
Janeck 35. 142. 171.
Janet 788.
Jaworowsky 178.
Jennings 439. 495. 558. 641. 645. 653. 657. 708.
Johannsen 616. 709.
Jollos 495.
Jongmans 747.
Jost 483.
Joubin 462.

K.

Kafka 502. 516.
Kalkwitz 547.
Kammerer 47. 339.
Karawaiew 440.
Kasanzeff 568. 569. 570. 572. 573.
Kassianow 8 ff. 108 ff. 170 ff. 221 ff.
Kautzsch 14. 119. 122. 171. 237.

Kehervé 755.
Kehr 601.
Keller 48. 755.
Kellner 708.
Kelogg 48.
Kennel 178. 193. 237.
Kerner 73.
Kerner v. Marilaun 156. 800.
Khainsky 253.
Kiessling 601.
King 754.
Kingsley 11. 108. 130. 174. 221.
Kishinouye 11. 120. 174.
Klebs 56. 162. 621.
Kleine 736. 749.
Kluck 395.
Klunzinger 528. 532. 539.
Knocke 736.
Knuth 675. 681.
Kochs 548.
Kofoid 584.
Kolkwitz 551. 582. 583. 584. 586. 591.
Kolmer 450ff.
Kornauth 323.
Korschelt 10. 122. 221.
Krall, K. 417. 595.
Kramer 371.
Krízenecký 46.
Krogh 297.
Krüger 791.
Külpe 608.
Künkel 378. 498.
Küster 622. 635.
Kurz 754.
Kuttner 755.
Kyber 755.

L.

Lachmann 253.
Lais 689.
Lakon 161.
Lamarck 217.
Lamy 177.
Lang 176. 193. 263.
Langer 762.
Lankester 10. 120. 221.
Lasch 169.
Latreille 60.
Laufberger 54.
Laurie 15. 120. 174. 221.
Lauterborn 755.
Lee 463.
Lehmann 93.
Lehmann, E. 285. 614.
Lemmermann 331. 588.
Lemoine 388.
Lendenfeldt 249.
Lenhossek 729. 770.
Lepeletier 60.
Leuckart 176. 720. 744. 749. 769.
Leussen 755.
Levinsen 262.
Leydig 176.
Liebermann 707.
Liesegang 622.
Lindau 552.
Linossier 388.
Lockwood 139.
Loeb, J. 217. 643. 654.
Lohmann 582.
Losana 62.
Lotsy 285. 614ff.
Lovejoy 439.
Luciani 46.
Ludwig 85.
Lukas 744.
Lüther 459.
Lütken 539.

M.

Maassen 763.
MacLeod 15. 130. 194.
Maday, v. 424. 595.
Madsen 427.
Magerstedt 774.
Magnus 167.
Mangold 371. 516.
Marcinowski 352.
Mark 719.
Marsson 582. 583.
Martin, C. H. 248.
Mast 434ff. 641ff.
Matuschka 774.
Maupas 489. 490. 569. 755.
Max 601.
Mayer, Robert 295.
Mayr, G. 60.
Meinert 73.
Mendel 440.
Mereschkowsky 259.
Merz 735.
Metschnikoff 15. 123. 427. 461.
Meyer 78. 370. 729. 738.
Meves 719.
Milne-Eduards 15. 195. 221.
Miyoshi 363.
Möbius 534.
Montgomery 35. 142. 171. 753.
Moore, A. 214.
Mordwilko 755.
Morgan 602. 753. 755. 757.
Morgulis 47.
Morin 16. 120.
Moseley 193.
Müller Georg (Göttingen) 600.
Müller, Hermann 665. 670ff. 678.
Müller, H. C. (Halle) 349.
Müller, Joh. 440.
Müller, Max 263.
Munk 621ff.
Murray 546.

N.

Nachtsheim 719. 725. 750.
Nassonow 63.
Naumann 581ff.
Neger 217.
Neresheimer 488.
Neumeister 162.
Newton 299.
Nils Rosén 527.
Nördlinger 169.
Nöstelberger 72.
Nordquist 586.
Nussbaum 47. 755.
Nuttal 220. 388.
Nylander 60.

O.

Oersted 260.
Olivier 74.
Onion 787.
Oppel 556.
Oudemans 199. 221.
Oxner 47.

P.

Pacquard 195. 221.
Papanicolau 755.
Pappenheim 13.
Parker 463.
Patten 13. 120. 197.
Pavillard 320.
Pereyaslawzewa 20. 123.
Pérez 669.
Petersen 274.
Petillot 732. 742.
Petrunkewitsch 725. 751. 791.
Pfeffer 161. 621. 627.
Pflüger 297. 300.
Pfungst 610.
Pictet 48.
Planta, La 762.
Plate 603. 746.
Plessis, du 260.
Poche 223.
Pocock 34. 123. 193. 223.
Poincaré 800.
Police 133.

Poll 802.
Polowzowa 549.
Popoff 579. 708.
Popowici 779.
Pott 707.
Preuss 742.
Pringsheim, E. G. 80. 217. 477 ff.
Prochnow 302.
Procock 223.
Prowazek 324.
Przibram 56. 708.
Punnett 755.
Purcell 17. 109. 171.
Pütter 384.

Q.

Quoy 542.

R.

Raffaele 461.
Rath, v. 768.
Ravaz 3.
Ray 642.
Réaumur 770.
Redenbaugh 213.
Reichel 515.
Reichenbach 787.
Reichensperger 63.
Reiff 327.
Reinke 294.
Renner 277.
Reuleaux 444. 447.
Reuter 126. 159.
Richardson 584.
Richter 583.
Ritterzáhony 262.
Robertson 368.
Röder 294.
Roger 62.
Romanes 602.
Rosén 527.
Rosenthal, Werner 220. 426.
Rothe 595. 602.
Roux 300. 344. 427. 627.
Rucker, Miss 179.
Ruzsky 63.

S.

Sachs 483. 644.
Sahlberg 74.
Saint-Remy 213.
Salensky 15.
Sanson 736.
Sanzo 463.
Saunders 75.
Schäme 534.
Schaper 707.
Schenk 61.
Schiemenz 763.
Schilling 62.
Schimkewitsch 14. 120. 174.
Schimper 81.
Schiödte 73.
Schleip 720. 754. 777.
Schmankewitsch 754.
Schmeel 735.
Schmeil 159.
Schmid 802.
Schmidt 73. 519.
Schmidt, O. 176.
Schmidt-Nielsen 584.
Schmiedeknecht 686.
Schneider 166. 594. 596.
Scholz 691.
Schopenhauer 598.
Schottky 167.
Schröder 594 ff.
Schröder, B. 328.
Schtschelkanowzew 176.
Schuberg 253.
Schuckmann, v. 284.
Schultz 47. 546 ff.
Schultze 770.
Schulz, Aug. 674.
Schulze 463.
Schweinfurth 535.
Schwendener 477.
Sečerov 158. 339.
Sedgwick 249.
Seitz 467 ff.
Semper 92.
Seydel 515.
Shearer 722.
Shull 755.
Siebold, v. 137. 260. 731. 749.
Siemon 735.
Silvestri 784.
Simmons 15. 174.
Simon 601. 631.
Simroth 91. 377. 504. 509.
Sinclair 179.
Singal 546 ff.
Slingerland 755.
Smith 297. 534.
Sörensen 586. 593.
Späth 169.
Sprengel 684.
Stahl 81.
Standfuß 276. 311. 315. 364. 366.
Stein 91.
Stellwaag 444.
Sternfeld 160.
Steuer 332.
Stoll 277.
Stolpe 75.
Strasburger 276.
Strauß-Dürckheim 12. 199. 222.
Strethill Wright 264.
Strubell 352.
Sundwik 701.
Suzuki 363.
Swammerdam 700.
Swart 551.

T.

Tanner 787.
Tannreuther 755.
Theilmann 730.
Thilo 150. 444. 523 ff.
Thiemann 802.
Thoma 296.
Tomaschek 784.
Torrey 641. 657.
Treviranus 211.
Tschachotin 517. 521.
Tunmann 218.

U.

Uhlenhuth 388. 393. 395. 408.

V.

Valenciennes 524.
Verhoeff 777.
Verson 310. 315. 318. 320. 325. 357. 363.
Verworn 301.
Viallanes 12. 195. 221.
Viehmeyer 787.
Virchow, H. 532.
Volkens 162.
Vorbrodt 359.
Vouk 802.
Vries, de 291.

W.

Wachtl 323.
Wagner 193. 686.
Wagner, Arno 311.
Wagner, Wladimir 664 ff.
Wahl 318. 322. 323. 326.
Walcott 195. 225.
Wallengren 514.
Wallstabe 41.
Walter 505. 507. 508.
Warren 661. 708.
Wasielewski 284.
Wasmann 59. 602. 786.
Watzel 735.
Wehmer 635. 636.

Weismann 48. 460. 571. 575. 577. 578. 580. 755. 802.
Weissenborn 193. 207.
Welter 742.
Weltner 514.
Werber 56.
Wesenberg 330.
Westerlund 689.
Wettstein 276. 746.
Wheeler 179. 440.
Whietfield 223.
Whitney 755.
Whright 163. 427.
Wiesner 645.
Wilhelmi 139.
Will 149.
Wille 584.
Williams 541. 708.
Williamson 708.
Willstätter 277.
Winterstein 137.
Woltereck 753. 755. 765.
Woodward 223.
Woodruff 484ff. 557. 559. 563. 564. 566. 567. 569. 570. 573. 577. 578. 580.
Woutwart 370.

Z.

Zacharias 330. 547.
Ziegler 605.
Zittel 209.
Zwanziger 72.

Alphabetisches Sachregister.

A.

Abstammungslehre 745.
Acanthurus coeruleus 540.
Achillea millefolium 275.
Aconitum Lycotonum 674.
„ *Napellus* 675.
Actinosphaerium 572
Addison'sche Krankheit 474.
Adrenalin 474.
Aegopodium podagraria 90.
Agar 349.
Alaurina viridirostrum 259.
Algen in Reinkultur 618.
Allostoma monotrochum 260.
Amblystoma mexicanum 54.
Anabiose 546.
Anaphylaxie 399.
Anbeißen der Kronröhren 665.
Andrena ovina 783.
Anergates atratulus 75.
Angelica silvestris 95.
Ankistrodemus falvatus var. *acicularis* 588.
Annagen der Corollen 670.
Anodonta piscinalis 511.
Anonyma virilis 262.
Antirrhinum glutinosum 289.
„ *majus* 289.
Antophora fulvitarsis 780.
Aphia meridionalis 459. 461. 466.
Apis dorsata 699.
„ *florea* 699.
„ *mellifica* 679. 698.
Apodidae 225.
Arctiiden 359.
Area vasculosa 296.
Argynnis paphia 312.
Argyroneta 190.
Arion empiricorum 91. 373. 374. 504.
„ *hortensis* 372. 497. 504.
„ *subfuscus* 89.
Arionta arbustorum 504.
Art 285. 614.
Arteigenheit des Eiweißes 387.
Artemisia vulgaris 275.
Asclepias 368.
Aspergillus niger 637.
Atta octispinosa 787.
Attus 184
Autocnidae 250.

B.

Balistes vetula 525.
Balistiden 541.
Ballota nigra 90.
Basidiomyceten 93.
Bauelemente der Hummelnester 689. 700.
Beischilddrüsen 471.
Biogeographie 746.
Biologen-Kalender 802.
Blätter, ablebende 551.
Blattwespen 776.
Blutsverwandtschaft 412.
Blutzellen von Hühnern 389.
Bombus agrorum 689.
„ *derhamellus* 689.
„ *jonellus* 695.
„ *lapidarius* 666.
„ *martes* 695.
„ *muscorum* 666.
„ *pratorum* 686.
„ *silvarum* 666.
„ *terrestris* 665.
Bombyx mori 48. 314. 357. 369.
Botrytis 636.
Brutpflege der Hummeln 697.
Bulimus detritus 90.
Bythinia tentaculata 510.

C.

Calluna vulgaris 275.
Camponotus lateralis 78.
„ *ligniperda* 60.
„ *pubescens* 75.
„ *senex* 440.
Caponiidae 189. 226.
Ceratomyxa drepanopsettae 252.

Cerebratulus urticans 203.
Chaerophyllum temulum 90. 105.
Chaetoceras tetrastichon 329.
Chalicodoma 780.
Charaxes jasius 360.
Chilipoda 198.
Chlamydomonas 588.
Chlamydomonas intermedia 619.
Chlorophyll 277.
Chordata 248.
Chrysococcus porifer 588.
Ciona intestinalis 429.
Cirsium oleraceum 95.
Cladonia 620.
Clava squammata 149.
Cleptocnidae 250.
Coccomonas subtriangularis 590.
Coelenterata 252.
Coleosporium Tussilaginis 95.
Corethra flumicoris 48.
Corpuscula bacillaria cava 262.
Cremastogaster scutellaris 78.
Crystalloglobius 459. 461. 464.
„ *Nilsonii* 466.
Cyanophyceen 591.
Cylindrostoma mollissima 262.

D.

Danais archippus 367.
Daphnia pulex 213.
Daudebardia 92.
Deilephila-Arten 359.
Dendromilus pini 366.
Depressionszustand bei Protozoen 557. 571.
Diaixys pygmaea 331.
Dictyosphaerium pulchellum 588.
Dileptus 572.
Dileptus gigas 573.
Dinobryon 585.
Diodon 526.
Dixippus-Larven 707.
Dixippus morosus 710.
Domestikation bei Raupen 309.
Dominanten 294.
Dotter (als Antigen) 395.
Dreissensia polymorpha 514.
Drohnen 728.
Drosera rotundifolia 70.
Dysderidae 189.
Dysteleologen 664.
Dytiscus marg. 153. 444.

E.

Eiweißdifferenzierung 385. 390.
Eklampsie 467.
Embryologisches Praktikum 556.
Emeraldella 224.
Entelechie 294.
Enteroxenus 516.
Entwickelungslehre 556.
Eobuthus 223.
Eoscorpius 223.
Epiphyse 473.
Epistylis flavicans 255.
„ *umbellaria* 256.
Ernährungsphysiologie höherer Pflanzen 553.
Erysiphe horridula 95.
Euglenen 591. 641.
Eulota fruticum 94.
Eupatorium cannabinum 275.
Euphorbia gerardiana 90.
Eupithecien 273.
Eurypteridae 228.

F.

Fagus silvatica 161.
Farbenanpassung bei Fischen 450.
Farbenvarietäten bei Hummeln 702.
Feuersalamander 339.
Filistatidae 185.
Flacherie 308. 357.
Fliegen (Inzucht) 370.
Formica capsineola 63.
„ *exsecta* 77.
„ *fusca picea* 59.
„ *gagates* 59.
„ *gagates filchneri* 63.
„ *sanguinea* 74.
„ *transkaucasia* 63.
„ *viridis* 443.
Forstinsekten 554.

G.

Gallwespen 776.
Gammarus 25.
Geotaxis 382. 497.
Geruchsvermögen der Hummeln 676.
Geschlechtsbestimmung bei Hymenopteren 719. 752.
Geschlechtsverhältnis bei Hummeln 691.
Geum urbanum 90.
Gewebsspannung 483.
Glenodinien 585.
Glyptoscorpius 223.
Gobiidae 458.
Gobius minutus 466.
„ *quadrimaculatus* 466.
„ *Steindachneri* 464.
Gommosphaeria Naegeliana 330.

H.

Habelia 224.
Haematococcus pluvialis 619.
Hämoglobingehalt bei Hühnern 390.
Halictus 777.

Helicogena pomatia 504.
Helix arbustorum 89. 373.
„ *eriectorium* 504.
„ *fructicum* 89.
„ *hortensis* 84. 373.
„ *lapicida* 90.
„ *nemoralis* 89.
„ *pomatia* 89.
Helligkeitsanpassung bei Fischen 450.
Heracleum sphondilium 105.
Heterodera schachti Schmidt 349.
Heterotrophie 674.
Heterozygotie 286.
Hexenringbildung bei Schimmelpilzen 621. 633.
Holophrya oblonga 253.
Homozygotie 287.
Honigbiene 719.
Honigtöpfe im Hummelnest 698.
Hormidium 619.
Humulus lupulus 95.
Hummeln 665. 685.
Hummelstaat 694.
Hummelwachs 701.
Hyalina 92.
Hymenopteren 719.
Hypocrea rufa 636.
Hypophyse 473.

I.

Ichthyophthirius 488.
Immunisierung, kreuzweise 396.
Immunität, tierische 426.
Infusorien 557.
Inzucht 366.
Isogene Einheit 285. 614.

J.

Janthina 516.
Juglans regia 220.
Julidae 178.

K.

Käferthorax 444.
Keimdrüsen 471.
Kentrona 253.
Kernapparat, Erneuerung ohne Zellverschmelzung 484. 491.
Kieselsäureplatten 350.
Koenenia 179.
Koppen 457.
Kryptogamenflora 552.
Kugelfische 523.

L.

Lasius fuliginosus 60.
„ *niger* 787.
Letzte Gedanken 800.
Licmophora Lyngbyei 331.
Liesegang'sches System 622.
Limax agrestis 497. 501. 519.
„ *arborum* 504.
„ *maximus* 89.
Limnaeus elodes 507.
„ *stagnalis* 505.
Limulus 10. 109. 171.
„ *longispina* 137.
Linaria maroccana 286.
Linie, reine 285. 614.
Limax agrestis 91. 372. 373. 382.
„ *fungivorus* 96.
„ *maximus* 96.
„ *tenellus* 91.
„ *variegatus* 96.
Lineus geniculatus 263.
Liphistius 188.
Lucilia caesar 55.
Lymantria dispar 365. 366. 367.
„ *eremita* 370.
„ *monacha* 364. 370.
Lymnaeus 91.

M.

Macrobiotus 546.
Makronukleus 488.
Malpighische Gefäße 228.
Mechanische Eigenschaften der Pflanzenstengel 477.
Melampyrum nemorosum 666.
Merostomata 196.
Merostomenkiemen 8.
Microstomum giganteum 260.
„ *lineare* 260.
„ *papillosum* 260.
„ *rubroculatum* 260.
Mikronukleus 489.
Milchdrüsen 475.
Molaria 224.
Mollusca 248.
Monocanthus occidentalis 525.
„ *trossulus* 525. 532.
Mucor stolonifer 631.
Muscadinia 2.

N.

Nahrung, Einfluss auf das Wachstum von *Ciona intestinalis* 429.
Nahrungsbehälter im Hummelnest 698.
Nebenniere 473.
Nematocysten 248.
Nemertinea 248.
Nestbauinstinkte der Hummeln 686.
Notostigmata 227.

O.

Oberflächenspannung 301.
Oecophylla longinoda 440.

Oecophylla smaragdina Fb. 440. 443.
„ *subnitida* 440.
„ *virescens* 440.
Oenothera 291.
Omnivoren 83.
Onopidae 189.
Ophryodendron abietinum 253
Opisthosoma 227.
Orientierungssinn der Hummeln 703.
Orientierung. bei *Euglena* im Licht 641; durch Elektrizität 653.
Orthoptera 198.
Osmia cornuta 777. 780.
Osteomalacie 475.
Ostrea 516.
Otoplana setosa 259.
Ouvirandra fenestralis 91.
Ovarien 474.
Oxycoccus palustris 70.

P.

Palaeobotanik 748.
Palaeontologie 747.
Palaeophonus 209. 223.
Palaeozoologie 747.
Palmellococcus variegatus 619.
Palpimanidae 185.
Paludina vivipara 508.
Pankreas 474.
Papaver 630.
Papilio machaon 359. 363.
Paramaecien 558.
Paramaecium aurelia 484. 558.
„ *caudatum* 558.
Parameis cardui 360. 367.
Parnassius apollo 311. 359.
Parthenogenesis 366. 495. 557.
„ arrhenotoke 692.
Pathogene tierische Parasiten 284.
Pediastrum 619.
Penicillium 634.
„ *variabile* 634.
Peridermium Plowrightii 95.
Peridineen 591.
Periodizität bei Pflanzen 621.
Peripatus 178. 226.
Perlhuhnserum als Antigen 406.
Pervastatrix-Rasse 3.
„ -Laus 3.
Pferde, rechnende 594.
Pflanzengeographie 747.
Pflanzenleben 800.
Pflanzenstengel 477.
Pflanzenphysiologie 551.
Pflanzenzüchtung 555.
Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre 276.
Pfrillen 451.
Phacus 591.
Phanerogamen 89.
Phylogenese 179.
Phylloxera fallax 757.
„ *vastatrix* 56.
Phylogenese 179. 748.
Physiologische Chemie 346.
Placenta 476.
Plankton 458.
Planktonepibionten 328.
Planorbis 91.
Planorbis corneus 505.
Polar Capsules 250.
Pollenzylinder im Hummelnest 698.
Polycystis mamertina 259.
„ *Nageli* 259.
Polyederkrankheit 308.
Polyedrosis 318.
Polyergus rufescens 75.
Polyrhachis armata le Guillou 440. 441.
„ *defensus* 441.
„ *dives* 440. 443.
„ *mülleri* 440.
Protozoen 248. 557.
Pyrameis cardui 314. 363.
Pseudocnidae 250.
Pseudostoma mollissima 260.
Psychoreflexologie 282.
Pterotrachea 517. 519.
Puccinia Hieracii 95.
„ *Pimpinellae* 95.
„ *Poarum* 95.
„ *Senecionis* 95.
Proteus anguinus 47.
Pleurococcus vulgaris 94.
Pyrameis cardui 314. 363.

Q.

Quercus pedunculata 161.
„ *sessiliflora* 161.

R.

Raphidium 619.
Rasseverwandtschaft 385.
Raupenkrankheiten 308.
Reben, reblausfällige 1.
„ , immune 1.
Regelung der Lebensvorgänge 294.
Rhabditis aberrans 791.
Rhabdocoelida 259.
Rhozites gangylophora 787.
Rhynchota 198.
Rübennematoden 349.

S.

Saprolegnia 622.
Saturnia pavonia 366.
Scenedesmus 619.
Schilddrüse 469.
Schimmelpilze 621.

Schlaffsucht der Raupen 317.
Schmetterlinge 302.
Schwämme 248. 257.
Schwangerschaft 467.
Scorpio 201.
Scutigera 179.
Segestria 186.
Sehvermögen der Hummeln 678.
Seidenspinnerraupen 357.
Sekretion, innere 467.
Semiotus 151.
Sempervivum 628.
Senecio Fuchsii 95.
Sensibilitätsperiode der Schmetterlingspuppen 304.
Serumdiagnostik 218.
Sicariidae 185.
Sidneyia 225.
Smerinthus quercus 365.
Solenopsis fugax 75.
Sperrtriebe am Käferthorax 444.
Sphaerotheca Castagnei 95.
Statocystenfunktion 371. 497.
Stenostoma Sieboldii 260.
Stentor 571. 656.
Stoffwanderung in ablebenden Blättern 551.
Stoffwechsel in der Schwangerschaft 467.
Stylochoplana tarda 262.
Stylonychia pustulata 575.
Succinea 95.
Symphytum officinale 95.
Syncoryne sarsii 149.
Synxiphosura 208.
Sysimbrium allaria 90.
Systematik 746.

T.

Tachea hortensis 504.
„ *nemoralis* 504.
Tapinoma erraticum 75.
Tardigrada 226. 546.
Tectona 163.
Teichnannoplankton 581.
Telyphonus 27.
Temperaturaberrationen der Schmetterlinge 302.
Tenebrio-Larven 48.
Tetanie 472.
Tetrodon cutcutia 533.
„ *fahaka* 535.
„ *fluviatilis* 535.
„ *scleratus* 535.
Thymus 471. 472.
Tierunterricht 415.
Tilia mandschurica 162.
„ *tomentosa* 162.
Tinctinnus inquillinus 329.
Tod, Ursprung nach Weismann's Theorie 571.
Trachelomonas volvocina 582.
Tremoctopus microstoma 268.
Triacanthus 524.
Trigonostomum armatum 259.
Trithyreus 27.
Triton cristatus 47.
„ *taeniatus* 92.
Tropismus 658.
Turbellaria 248.
Turgeszenz 479. 483.
Tussilago 630.
Typhlogobius 463.

U.

Ulianinia mollissima 262.
Umgebung, Anpassung an die 434.

V.

Vanessa 306. 309. 363.
Vaucheria 622.
Vererbung von Variationen 344.
Vermetus 516.
Vespa germanica 786.
„ *maculata* 786.
Viola odorata 90
Vitis Riparia 6.
„ Rubra 6.
Vitrina 92.
Volvox 656.

W.

Wachstum von *Ciona intestinalis* 429.
Wachstumsautonomien und Wachstumskorrelationen 707.
Weberameise *Polyrhachis armata* le Guillou 440.
Wiesenhummel 686.

X.

Xiphosura 197.

Z.

Zeus faber 156.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BQ 9